MEDEDEELINGEN VAN DE
LANDBOUWHOOGESCHOOL

MEDEDEELINGEN

VAN DE

LANDBOUWHOOGESCHOOL

EN VAN DE DAARAAN VERBONDEN INSTITUTEN

ONDER REDACTIE VAN DEN
SENAAT DEZER INRICHTING;
SECRETARIS DER REDACTIE:
PROF. DR. E. GILTAY

DEEL 23

H. VEENMAN · WAGENINGEN · 1922

INHOUD

Eerste verhandeling:

Prof. J. VAN BAREN, *On the correlation between the fluvial deposits of the lower-Rhine and the lower-Meuse in the Netherlands and the glacial phenomena in the Alps and Scandinavia.*

Tweede verhandeling:

D. TOLLENAAR, *Legperioden en eierproductie bij eenige wilde vogelsoorten, vergeleken met die bij hoenderrassen.*

Derde verhandeling:

Dr. A. H. BERKHOUT, *Het berekenen van den aanwas bij grove dennen in Nederland.*

Vierde verhandeling:

Dr. M. J. SIRKS, *Die Farbenfaktoren der Samenschale von Phaseolus vulgaris L. und P. multiflorus Willd.*

ON THE CORRELATION BETWEEN THE FLUVIAL DEPOSITS OF THE LOWER-RHINE AND THE LOWER-MEUSE IN THE NETHERLANDS AND THE GLACIAL PHENOMENA IN THE ALPS AND SCANDINAVIA

BY

PROF. J. VAN BAREN.
(WAGENINGEN, HOLLAND)

INTRODUCTION.

When in April 1921 the 18th Congress of Physicians and Naturalists met at Utrecht, Prof. Dr. K. Oestreich, the president of the fourth section, provoked an ample discussion regarding one of the most important phenomena *i.e.* the presence of fluvial accumulation terraces and their connexion with glacial phenomena. Then the writer was charged to open this subject with regard to the Scandinavian ice-sheet that surely once covered our country.

As from English side trials have been made [1]) to parallelize the quaternary deposits present in the Netherlands with Alpine, North-German and English glacial phenomena, it did not appear superfluous to the writer, to repeat in a more detailed way the statements made by him at the Congress, with indication of the literature especially the Dutch one; at least as far as it relates to the subject.

The reason of the failure of Ch. Brooks' endeavour in 1919, referred to above, is, that he only knew the phenomena in the Netherlands from literature, which could not procure him sufficient information, to warrant such important conclusions. The knowledge the Dutch geologists possess about this question, is yet so fragmentary, that every endeavour to

set up a correlation must be rejected as being too premature, which will become obvious from the following considerations.

This also holds good for the Prussian geologists' endeavours, who in literature, repeatedly cited by Brooks, also mention our country. It is true, that some of them visited the Netherlands, but their knowledge obtained by a short stay and a cursory glance at the Dutch literature, was insufficient to infer from it the above mentioned correlation.

It is clear that all these endeavours must have a very unfavourable influence on the whole subject, if one pays attention to the fact that all publications concerning it, were made in languages far more widely read than ours. This fact caused a great number of inaccurate views about the Dutch soil which entered the world-literature and will not very soon disappear.

Let us come now to the point and first investigate how the generally existing opinions about the connexion of terraces and glacial phenomena have risen.

I. HISTORICAL REVIEW.

In 1884 appeared a treatise written by ALBRECHT PENCK [2] (who was then a 25 years old private-teacher in the University of Munich) which has had a great influence upon the opinion of the young geologists and naturalists.

The essential point of this treatise lies in the following words: „Die Accumulationsterrassen der deutschen Alpen sind geradezu das seitliche Aequivalent der Vereisung. Während sich die Gletscher entfalteten, schütteten die Flüsse ihre Täler mit Geröll zu. Zeitlich begann hier die Schotteranhäufung mit dem Eintritte der letzten Vergletscherung und deutlich lässt sich hier wahrnehmen, dass es die Wasser, welche den ehemaligen Gletscher entströmten, waren, die das Geröll anhäuften."

With these words PENCK pronounced the hypothesis, well known to all of us, that a chronological and genetic connexion must exist between the terraces in the immediate neighbourhood of the alpine glaciers and these glaciers themselves; that during the maximal extension of the phenomena of the glacial period, the rivers deposited sand and gravel, and that these deposits again were partly destroyed during the disappearance of the ice.

As this process, accumulation followed by erosion, was repeated several times, in the end the terraces extending along the rivers which have their origin in the Alps, were formed. How one has to imagine this connexion between terraces and

the phenomena of the glacial period was not formulated till after 7 years by Léon du Pasquier 3) in the following words: „Die Schotter schliessen sich allmählich durch einen etwas steiler geneigten Uebergangskegel den Moränen an, und innerhalb der Uebergangskegel wird durch eine Blockfacies der Schotter der Uebergang beider Gebilde in einander angedeutet."

When Penck in Bavaria, Brückner in the territory of the Salzach and L. du Pasquier in North-West-Switzerland had found next to a so-called „Niederterrassenschotter" (low-level valley gravel), a high-level valley gravel of which a connexion with moraines was probable, such connexion was finally considered to be a certainty, the latter coming to the great, general conclusion, that each „Schottersystem einer Vergletscherung", each erosion in these deposits an „Interglazialzeit entspricht".

Although Penck in 1884 had drawn the attention to the fact, that „wie allgemein verbreitet auch die Talzuschüttung der Quartärzeit infolge gesteigerter Geschiebeführung der Flüsse war, **so ist doch keineswegs gesagt, dass eine jede Schotterterrasse ohne weiteres auf diesen Umstand zurück zu führen sei,"** du Pasquier did not hesitate to parallelize what he called „Hochterrasse des Rheines" at Wiesbaden and Cologne with the Alpine „Hochterrassenschotter", and this, because

a. „die Hochterrasse sich am Rhein über unser Gebiet hinaus fortsetzt" and

b. near Wiesbaden and Cologne also is covered with loess.

Referring to the deposits at Mosbach at the southern foot of the Taunus which then already aroused the interest of many naturalists, du Pasquier ends with the following words: „Aus der Aehnlichkeit der Terrassenausbildung und aus der Wechsellagerung der Mosbachersande mit glazialem Materiale der grossen (vorletzten) Vergletscherung, wie sie beim Hochterrassenschotter vorkommt, geht für mich mit **Wahrscheinlichkeit** hervor, dass beide Ablagerungen gleichaltrig sind."

As regards the „Wechsellagerung", it consisted according to du Pasquier in great angular erratic blocks, lying both in and under the sand, about which stones nothing has been reported, but that they must have been transported thither by flakes of river-ice. Because *Helix arbustorum*, as du Pasquier relates, was scarcely found in the sand-layers of Mosbach, after his opinion these layers could not be inter-glacial, but must be undoubtedly glacial. The possibility however was not excluded that the sand-deposits near Mosbach did not

descend from alpine glaciers, but from a local ice-sheet.

That, which was **supposed** by PENCK in 1884 concerning the Alps, and has been apprehended as **probable** for the Rhine by DU PASQUIER in 1891, was represented in 1904 with regard to our own country as a **manifestness,** for which a further proof need not be supplied. The discovery of some erratic blocks of large dimensions in a gravel pit near Venlo (*i.e.* clay-slate, quartzite, flint and basalt) caused the Dutch geologist E. DUBOIS to write, that these stones had been conducted by flakes of ice from the Upper-Rhine and Upper-Meuse; that therefore the Rhine diluvium was glacio-fluvial and chronologically aequivalent with the „Deckenschotter" of the „Middle-Rhine". Two years later this conclusion was extended, and then it was stated that the whole diluvium of the Rhine and the Meuse belongs to the first glacial period of the Alps and the oldest of the Scandinavian glacial periods. DUBOIS now goes one step farther and parallelizes the Alpine with the Scandinavian glacial periods; however he withholds us the proofs for this correlation. [4])

In the meantime PENCK had altered already in 1905 his opinions of 1884, *viz.* during his examination of the terraces of the Rhône near Villefranche. Then he wrote: „Wir müssen uns daher hüten, so wie wir es früher selbst getan haben, die Schotterterrassen im allgemeinen als Zeugen einer Eiszeit zu betrachten. In wie weit solche interglaziale Schotterterrassen ausserhalb der Gletschergebiete vorkommen, wird sich erst durch eine genaue Verfolgung der Flussterrassen an grossen Flüssen zeigen. An Donau und Rhein haben wir sie bis Wien und Basel nicht angetroffen; möglicherweise werden sie durch fossilreiche Ablagerungen repräsentiert, die weiter stromabwärts liegen und durch ihre Fauna sich als interglazial erweisen, wie z.B. die Sande von Mosbach." [5])

What strikes us in this acknowledgement, is, that the beds of Mosbach regarded by DU PASQUIER as being glacial, are considered by PENCK to be inter-glacial, which opinion offers the possibility, that at least one of the Rhine terraces is either wholly or partly inter-glacial.

The researches of O. AMPFERER regarding the terraces of the Inn-valley, and the theoretical remarks made by V. HILBER, induced PENCK's cooperator, A. BRÜCKNER, to write in 1909 that interglacial gravel deposits existed in the glaciated territory of the Alps, but, as to the terraces of the French and Belgian rivers, situated outside the territory of the former ice-sheet, this question wanted an independent solution. [6])

Although we observe a certain change as regards the

results of the latest researches, the criticisms on the theoretical opinions of Penck and Brückner are only quite recent.

Here in the first place the word is with Albert Heim, who, in his work „*Geologie der Schweiz*" reserves an ample space to the glacial and fluvio-glacial deposits. Where he treats the High-terrace of the Rhine (regarded by Penck and Brückner as a deposit of the Riss-glacial period, by Brooks as synchronical with the Mindel-glacial period) Heim says: „Bei dem höher an die Gehänge hinaufreichenden Schotter, dem Hochterrassenschotter, konnte in unserem Lande (Switzerland) eine unmittelbare Abhängigkeit und Verknüpfung mit den Moränen nicht festgestellt werden. Im besonderen ist unter sicheren Hochterrassenschottern noch nirgends Moräne gefunden worden, und die darüberliegenden Moränen sind wesentlich jünger, indem sie Erosionsflächen des Hochterrassenschotters aufliegen. Echte Uebergangskegel aus Endmoränen horizontal in Hochterrassenschotter, d.h. sichere gleichzeitige Einlagerungen von Moräne im Hochterrassenschotter sind noch nie gefunden worden. Talaufwärts setzen die Hochterrassenschotter auch nicht an Moränen ab, vielmehr gehen sie im Gegensatz zur Niederterrasse noch bis in das Gebiet der letzten Vergletscherung, sogar stellenweise bis an den Ausgang der Alpentäler hinauf, und hören dann auf". And a little farther on he writes: „.... Wenn nun nach der Auffassung von Penck jede grosse Schotterbildung einem grossen Eisstande entspricht und Schotter und Moränen eiszeitliche gleichzeitige Facies darstellen (erstere vorherrschend ausserhalb, letztere nur innerhalb der betreffenden Vergletscherung gebildet), so müssen den vier Schotterterrassen entsprechend, vier Vergletscherungen statt gefunden haben.... So richtig dies in grossen Zügen und für die ältesten und jüngsten Vergletscherung ist, für die mittleren Eiszeiten fügen sich die Verhältnisse in der Schweiz diesem Schema nicht ohne weiteres. Die Natur ist immer komplizierter, als es unserem zur Schematisierung geneigten Geiste angenehm ist." And in the end he says: „....Somit scheint der Hochterrassenschotter eher das Produkt einer Interglazialzeit zu sein, wobei die Gletscherenden wenigstens bis in die Alpentäler zurückgewichen waren, und vielleicht ist seine Ablagerung nicht durch Ueberfülle von Gletscherschutt, sondern durch Gefällsverlust infolge eines Stillstandes in der Landeshebung oder einer Landessenkung bedingt". [7])

That which strikes us in these considerations of Heim, is: *a.* that he ascribes to tectonic movements an influence upon formation of terraces and

b. that he considers the high terrace of the Rhine in Switzerland to be inter-glacial and moreover to be older than the largest ice-sheet (Mindel-glacial period) in Switzerland.

This bringing into prominence of what we might call „the tectonical moment", we also find in the treatises written by F. LEVY in 1915 and 1920, in those by A. ROTHPLETZ which appeared in 1917 and in those written by W. DEECKE in 1918.

In 1915 LEVY comes among other things to the result that the four different glacial deposits on the southern slopes of the Alps can be divided into two parts, an older and a younger one, between which lies a period of tectonical disturbances. **8**)

In 1920 this geologist, in his study about the history of the Upper-Isar Valley, comes to the conclusion: „..... Gerade der Einfluss der tektonische Vorgänge darf nicht unterschätzt werden. Die dadurch bewirkte Steigerung des allgemeinen Talgefälles hat auch dort, wo keine Tieferlegung der Talsohle noch in der Inter-glazialzeit vorausging, während der folgenden Eiszeit, zu einer erheblichen Verstärkung des Gletscherschurfes geführt." **9**)

The territory, northward of the one where LEVY worked, was treated in detail bij A. ROTHPLETZ in 1917. He assumes in the first place, that also in this territory we meet with far more tectonic disturbances than has been supposed by PENCK, who in 1880 began here his glacio-geological researches; secondly he thinks that the so-called „Deckenschotter" southward of Munich, is not fluvio-glacial, as PENCK supposed, but that it has been deposited during a temperate climate. PENCK's opinion was founded on the presence of mollusks in a loamy layer that, according to H. CLESSIN, showed an arctic character. A renewed and more thorough examination gave the opposite result. **10**)

This case, from an historical Point of view, is most interesting, because we may learn from it that, if more fluvio-glacial deposits will be accurately examined, it will be possible that many of them shall lose their supposed fluvio-glacial character, which again will influence our theoretical views concerning the connexion of other river deposits, situated far outside the once ice-covered territory, and which are assumed to be correlative with the glacial period, on account of the conservation of the now adopted scheme, without the exact proof being furnished for it.

In his treatise which appeared in 1918, W. DEECKE writes: „Die Untersuchung, welche uns ältere und jüngere Löss kund tun,

kehrt in Europa klar in dem Verhalten der Eisbedeckung wieder und diese selbst fällt zusammen mit sehr bedeutenden und ausgedehnten, das ganze Gebiet zwischen Alpen und Skandinavien umfassenden tektonischen Bewegungen. Dies gestattet mit einem gewissen Rechte, alle drei Erscheinungen ursächlich zu verbinden". [11])

Finally we must not forget, that the hypothesis, of the quaternary age of the alpine river-terraces was expressed by Penck in the following words: „**Spärliche** Fossilfunde im ältesten Schotter des Eiszeitalters auf dem österreichischen Alpenvorlande vergewisserten uns vom pleistocänen Alter auch des ältesten Eiszeitgebildes der Alpen".

Whereas the climatologic hypothesis of the building of the terraces originated from Germany, there arose in the beginning of the twentieth century on French territory, the tectonic hypothesis, whose first defender was L. de Lamothe. [12])

On the occasion of his investigations of the terraces of the Issel near Algiers, the Rhône near Valence, the Rhine near Basle and the Moselle in the Vosges, he discovered a remarkable conformity in the height of the different accumulation-terraces, which discovery induced him in 1901 to write that the formation of these terraces, in the above-mentioned places, was to be ascribed „à une succession de mouvements eustatiques, alternativement positifs et négatifs.... Ces mouvements alternatifs ont déterminé dans les vallées de phases successives d'érosion et de remblai, l'érosion correspondant au mouvement négatif, le remblai au mouvement positif."

As to the nature of these movements of the sealevel, the positive ones passed away very slowly, the negative ones on the contrary quicker, though never with shocks. Five years after this (in 1906), Lamothe's hypothesis found a warm support, on archaeological arguments, by M. Boule [13]), and after that we see it slowly progress, only not everybody thought of the movements of the sea-level but the majority thought of movements of the earth-crust. Thus in 1908 J. Cvyic [14]), on the occasion of his investigations concerning the origin of the Iron Gates, came to the conclusion that a vertical uplift of the Rila-mountains and of the Thessalian Olympos, had caused an ice -covering of this territory, whereas for the rivers this elevation meant erosion and accumulation. Finally the terracing of the accumulation products would have been caused by climatic oscillations during the glacial period.

Exclusive oscillations of the sea-level we find as an hypothesis in K. Wolff's [15]) publications on the origin of the terraces of

the Saale, and in L. SIEGERT's [16]) publications on the origin of the terraces of the Elbe, the Weser and the Lower-Rhine.

As for the terraces of the Lahn, an affluent of the Middle Rhine, J. AHLBURG writes: „Bezüglich der Lahnterrassen komme ich jedenfalls zu dem Schlusse, dass ein erkennbaren Zusammenhang des Terrassenphasen (Erosion und Aufschüttung) mit Klimaschwankungen der Diluvialzeit **nicht** besteht." [16a])

As regards South-East-France, I remember the considerations of W. KILIAN and M. GIGNOUX [17]), who combine glacier oscillations with oscillations of the sea-level in the territory of the estuary of the river terraces in Bas-Dauphiné, examined by them.

G. ZEIL, the last of the writers about the above-mentioned subject, argues in 1919 in a communication,, preceding a large study about movements of the earth's crust, that the mountains are reduced by the process of erosion, to which they are exposed, the bottom of the sea on the other hand is raised by the accumulation of the products of decay. The mountains are reduced, their average temperature increases, the ice-sheet diminishes or disappears quite; according to ZEIL, the interglacial period of the geologists commences, followed by the glacial period, which is characterised by a slow rising of the earth-crust combined with a sinking of the sea-level, by which the rivers deepened their beds from the estuary upward. [18])

To this historical account, which comprises a period of 35 years, we can add the following:

Fluvial accumulation-terraces of quaternary age we meet all over the earth, in the territories that once stood under the direct influence of the glaciers, which had developed on the higher mountain-slopes, as well as in those countries, which were situated far beyond them. Such a universal phenomenon calls logically for a universal explanation, and the question is, whether this explanation already can be given, and if it ever will be given. In my opinion our knowledge is only so far advanced at this moment, that we only can indicate some general points that are forced upon us when we take a general view of the whole literature. These general points are the following ones:

1. The territories that have been covered with ice during the quaternary period, were, owing to the heavy pressure of the ice, subject to vertical movements, namely to a sinking one of the continent during the ice-period and to a rising one after it. Already in 1882 Th. F. JAMIESON pointed out the possibility of

these movements; M. Rudzki and R. von Kövesligithy proved their consistency mathematically and in 1912 G. de Geer made the probability credible. [19])

2. In addition to continental changes of level, we must also take into consideration the possibility of marine changes of level. The opinion that the quaternary ice-sheet at the poles had an influence on the sea-level, originated from J. Croll (1875) and his idea was adopted by A. Penck in 1882. The latter explained the influence of the ice-sheet as follows. He thinks that the ice-mass at both poles, estimated by him at a thickness of 1000 M. [1]), both raised the sea about 90 M. and caused a sinking of more than 100 M. by the formation of ice.

Because E. Hergesell in 1887, E. v. Drygalski in 1887 and R. S. Woodward in 1888, each independent of the others, proved by their mathematic calculations that the above-mentioned attraction is only important, when one has recourse to the supposition of a gigantic ice-cap of an enormous thickness, A. Penck modified in 1890 his supposition in the following way: „Wenn sehr grosse Vergletscherungen von den Massen der diluvialen gleichzeitig auftreten, dann überwiegt überall der Betrag der Senkung durch Wasserentziehung jenen der Hebung durch Deformation und es steht allenthalben der Meeresspiegel tiefer als gegenwärtig, allerdings nahe den Vereisungen weniger als in den Antipodenpunkt derselben". And a few pages further on he writes: „Wenn während der Eiszeit gleichzeitig Nord-Europa, das nördliche Nord-Amerika und die antarktischen Gebiete vergletschert waren, so musste dem Ozeane eine beträchtliche Wassermasse entzogen sein und, eine Eismächtigkeit von 1000 M. angenommen, sein Spiegel 150 M. tiefer als heute liegen". [20])

In this connexion I remember that already E. von Drygalski in 1887 came to **the same amount**, however proceeding from the supposition that the ice at the poles had a thickness of 2000 M.; R. Daly, who in 1910 adopted Penck's idea of 1890, calculated the amount of the maximal sinking for the tropical regions at about 30 fathoms (= 54 meter); G. Molengraaff in 1920 at least 70 M. [21])

3. An indirect consequence of the phenomena of the glacial period in the temperate regions had for the tropical regions probably the result of the appearance of a period, characterised by a larger rain-fall than the present (the pluvial

---

[1]) 1 K.M. = 1000 M. 1 M. = 3 feet.

period). This greater rainfall occasioned in the Indian Archipelago:

a. a rise of the level of the lakes, *e.g.* Lake Toba in N. Sumatra;

b. an increase of the accumulative power of the rivers which enabled them to depose more gravel, which was the cause of the building up of the river terrace *e.g.* of the Wampoo in North-Sumatra;

c. a more effective weathering of the rocks by which, in my opinion, on the isle of Java, the red volcanic soil, often but incorrectly called laterite, was built.

4. Terraces may have been formed where mountains have been exposed to an ice-covering. However, we want to point out here, that the mechanism by which these forms can be caused, is not known as yet. Continental as well as marine level-changes or climate oscillations may have caused them, and to which of these three causes the preference must be given, will have to be stated at any rate separately. Here again time will have to teach us whether one of the hypotheses now formulated will prove to give a correct explanation, or, if perhaps these three causes are to be reduced to one common original cause.

II. THE STUDY OF THE TERRACES OF THE RHINE AND THE MEUSE IN GENERAL.

The question of the terraces as far as it relates to the Rhine and the Meuse, after the publications of PENCK, BRÜCKNER and DU PASQUIER, was tackled by several geologists and geographers, each in his own way. If we look over the treatises published till this day, to begin with the oldest document concerning the Upper-Rhine by G. STEINMANN (1898) and concerning the Lower-Rhine by L. LORIÉ (1902) and finishing up with the latest, F. JUNGBLUTH's work concerning the Rhine-terraces from Andernach to Bonn (1917), whereas for the Meuse-terraces the oldest treatise by X. STAINIER is dated 1903 and the latest by W. KLEIN (1914), it strikes us, however considerable the number of the researches may be, that our knowledge about the process and the formation of these terraces is still very uncertain and it strikes us too, how little right we have to parallelize the different parts of the terraces, or to establish a correlation of the terraces as a whole with the glacial phenomena in Switzerland and in the Vosges.

Moreover, we must observe that in the study of the terraces itself, the morphological method has been brought too much to the fore. However practical it may be to test barometrically the terraces, with regard to their upper as well as their lower surface, to determine their heights, we regret the lack in the different treatises the use of other methods, which being exactly and carefully applied can, in my opinion, considerably add to a right understanding of the formation of the accumulation-terraces.

In the first place the **geo-chemical** method must be considered, while special notice must be taken of the degree of decay of the terraces in general and of the state of decay of a similar kind of rock in the different places separately. It appears *e.g.* that the porphyroid of Mairus, originating from the French Ardennes, and very important as an indicating boulder for gravel-layers deposited by the Meuse, is strongly decomposed in the high-terrace of the Meuse near Keer, Houthem and Kelmond (See Map I) and is to be found quite unaltered in the immediate neighbourhood, in the middle-terrace of the Meuse near Smeermaas.

In the second place I want to draw the attention to the **palaeontological** method. It is true, that this method, as far as possible, is applied more frequently, but critical circumspection is missing when it ascribes a certain value to the fossils and fixes the age of the terraces and the nature of the climate in which the terraces were formed.

A third method, the **petrographical** one, by which is striven after an accurate investigation of the river gravels and a fixation of their origin, is far too seldom used. When studying the different writings with regard to this method, we feel very disappointed and OOSTINGH's monography about the Rhine-and Meuse-gravels gives us more than one proof for the neglect of said method [22])

About these terraces it is said that:

1. They are synchronous with the different ice-periods, known in the Alps and their mountainous surroundings.

2. The Alpine ice-periods being synchronous with the Scandinavian ones, the formation of the terraces is also synchronous with the formation of the different glacial deposits which the land-ice has brought us in the Netherlands.

In the following chapter we will discuss point 1, and give our attention to point 2 in chapter IV.

III. THE TERRACES OF THE LOWER-RHINE AND LOWER-MEUSE AND THEIR CONNEXION WITH THE ALPINE GLACIAL PERIODS.

No principle of stratigraphical geology has proved more fertile, in trying to fix the age of different layers, than that of correlation.

Before the study of organic remains was taken up seriously, the geologists had in the beginning of the 19th century drawn up the hypothesis, that conformity in petrographic composition of a group of layers A with a group of layers B would point out that the geological age of these groups had to be the same.

In fact two leading thoughts were implied in this hypothesis, namely that a positive correlation must exist between a definite group of layers (A) and the surroundings in which and the circumstances under which it arose, and 2ndly, that, if between this group A and another one (B), situated elsewhere, prevails a petrographic conformity, it therefrom proceeds, that group B has been formed under the same circumstances as A and that A and B have the same age.

The history of geology shows us that by and by the idea of correlation is going to be regarded as to be identical with the idea of synchrony. My opinion being that, in an argumentation for the identical age of deposits, lying geographically far apart, one has to separate the proofs pleading for the correlation, from the ones that must show the synchrony, we shall consider first:

A. The correlation between the different terraces and the Alpine ice-periods and then

B. The synchrony between these two groups of phenomena.

A. The arguments, supplied for a correlation of the terraces with the phenomena of the quaternary Ice-Period in Middle-Europe are:

I. In and on the high-terrace of the Meuse in South-Limburg and of the Lower-Rhine in Germany, big boulders are found, which cannot have been brought there by flowing water; so flakes of ice must have served as means of transport. These flakes of ice are said to originate from the Upper-Rhine and Upper-Meuse, where they only could have been formed in a so called ice-period. (See Plate Ia).

To meet this argument we shall make the following remarks.

1. As to the nature of the blocks, only being found in the oldest terraces of the Meuse and Rhine, they appear to be the well-known quartziferous sand-stone, problably originating from the Ardennes or the Eifel.

2. If, starting from the hypothesis of the sychronism of all pleistocene ice-sheets in Europe, we want to conclude that the Ardennes and the Eifel have had an ice-sheet, it will not do, to point out the presence of extraordinarily big stones north of this territory and probably originating from it, but we have to seek for the moraines and the morphological signs peculiar to all the mountains that once carried an ice-sheet. No proof is furnished till now for an ice-covered Ardennes. [23])

3. A transport of stones by flakes of ice need not be connected with an Ice-period; such transports are effected this very day. Thus W. Deecke informs us that he observed, how, near Greifswald at the German East-Seacoast, stones, measuring about 1 M^3 were loosened from the bottom of the sea by ground-ice, during a N. E. storm, and pushed on over a wall of ice flakes with a height of more than 4 M. [24])

In 1907 the Finnish geologist J. Leiviska described similar facts at the coast of Gulf of Bothnia and in 1913 at the lake of Ulea, S. E. of Uleaborg (Finland). [25])

5. The situation of the great blocks on the tectonically disturbed oldest-terrace (See Plate I a and b), is not the original one and yet we must know this situation to be able to determine which transport can explain their presence on the spot.

6. The presence of these big stones at the base or on the gravel of the high-terrace, or on the older gravel of the principal terrace, does not prove, that they are of the same age as the high-terrace itself; as supposed by Fliegel in 1910, they may be the erosion-rests of a yet older quaternary or even tertiary deposit and the isolated erratic blocks, if lying on the high-terrace, may have been elevated by locally formed ground-ice.

7. Finally as regards the **so-called** glacier scratches (striae), Wichmann already drew the attention (see reference 23) to the numerous communications concerning these stripes, resembling scratches, being found on the stones from the Ardennes. From his communications it became apparent that already different Belgian geologists were convinced that these stripes were **pseudo-**glacier scratches. From the territory of the Rhine H. Behlen mentions in 1904 glacier-scratches on sand- and lime-stones in the sandlayers of Mosbach near Wiesbaden, but these scratches could very well have been caused by the rubbing of stones against each other, as it has been seen in the case of cobble-stones, sliding down the mountain-slopes. [26])

II. An argument, about which seldom anything has been heard, is the presence of Alpine erratic blocks in the terraces

of the Lower-Rhine and of boulders of the Vosges in those of the Lower-Meuse; this argument however would have a relatively greater value for this correlation, if our knowledge of the petrographic composition of the terraces of the Rhine and the Meuse was not so very limited. [27])

B. With regards to the arguments, more or less clearly supplied in literature, in favour of a synchrony of the Lower-Rhine and -Meuse terraces, with the four Ice-Periods (Günz-, Mindel-, Riss-, and Würmperiod, distinguished by PENCK and BRÜCKNER), the following may be communicated:

I. The morphological argument: the continuation of the Dutch fluvial terraces of the Rhine to the glacial deposits of the pleistocene glaciers in Switzerland and those of the Meuse to the glacial deposits of the Vosges.

In consequence of the tectonical disturbances, to which the terraces in the Netherlands as well as in the Ardennes and the Eifel have been subject and the morphological interruptions, resulting from it, nothing proving this argument is to be seen on the field.

II. The palaeontological argument.

The terraces of the Lower-Rhine have brought in, till now, only little material, and moreover this little material has been adequately studied; the high-terrace of the Meuse (St. Petersberg) near Maastricht, delivered some material, the middle-terrace (near Smeermaas) delivered some more. In this period, however, the usefulness and value of the discoveries were not yet sufficiently appreciated; they only enriched our knowledge concerning the age of the terraces. Even RUTTEN's highly interesting endeavour [28]) to elaborate the material, dispersed in the different musea in the Netherlands, has not produced any certainty. Thus RUTTEN communicated that probably *Elephas trogontherii* is to be found in the high-terrace of the Meuse; on the contrary *Elephas primigenius* in the middle-terrace. According to H. F. OSBORN [29]), *E. primigenius* belongs to the „Mindel-Riss interglacial Epoch", and *E. primigenius* to the „Riss and the Würmglaciation". This opinion depended partly on PENCK's geological conceptions and partly on H. POHLIG's palaeontological researches.

If we compare them with the researches of W. SOERGEL [30]) concerning the importance of *E. antiquus* and *E. primigenius* for the classification of the German Pleistocene, we see that our knowledge concerning this point does not warrant our deducing from the presence of both kinds of elephants, anything about the nature and the character of the climate that must

have prevailed during the building of the terraces of the Meuse in the Netherlands. With regard to the terraces of the Lower-Rhine in Germany, G. FLIEGEL wrote: „Die Versuche das Diluvium am Niederrhein paläontologisch zu gliedern, haben bisher (1910) zu keinem befriedigenden Ergebnis geführt." [31])

III. The petrographical argument.

An argument especially pushed to the fore by the geologists working in the territories of the Rhine, is the presence of younger (= unaltered) loess and of older (= altered; weathered) löss, covered by younger unaltered loess.

According to G. STEINMANN's first opinion (1893), loess was only to be found on the high-terrace, an opinion, afterwards changed by him so far, that decayed loess was to be found on the high-terrace and undecayed loess on the middle-one. To this statement he added in 1906 a second one, with regard to the terraces of the Lower-Rhine, *viz:* the lower-terrace has not any loess. Against this statement L. v. WERVEKE protested in 1906: In the Alsace younger loess is lying only on, what he calls, the lower-terrace, consequently the terrace of the Lower-Rhine, called by STEINMANN middle-terrace, must be called too lower-terrace. „.... Eine Mittelterrasse im Sinne STEINMANN's besteht nicht. Die lössbedeckte Mittelterrasse am Nieder-Rhein entspricht der Schweizer Niederterrasse". [32])

These far-reaching conclusions depend on incomplete researches and it is inconsiderate to classify terraces after their comparative age, without a more extensive and better examination concerning the loess, than has been done till now. For the sake of the scheme, an ice-sheet has been supposed for each terrace, an interglacial- or glacial period for each loess-bed. With regard to the terraces of the Lower-Rhine W. WUNSTORF participates the opinion, that no loess is to be found on the lower-terrace, only younger löss on the middle terrace and older loess covered with younger on the high-terrace. [33])

I share the opinion of W. WUNSTORF and J. AHLBURG as regards the absence of loess on the lower-terrace of the Rhine and Meuse, likewise their conception that this lower-terrace is to be placed outside of the whole pleistocene and therefore ought to be reckoned among the holocene. As to the presence on the middle terrace of only younger loess WUNSTORF relies upon borings, whereas I examined in 1916 a large profile in a loess-pit on the middle-terrace of the Meuse near Smeermaas. Here I was able to show that under the younger loess lies an older layer strongly decayed. [34]) (See Plate II a en b).

In 1918 E. ZIMMERMANN (the younger) found the same

phenomenon on the middle-terrace of the Rhine near Bonn. Now my opinion is that insufficient material led WUNSTORF to a wrong conclusion, but ZIMMERMAN tries to balance the contradiction between his profile researches and WUNSTORF's examinations made in one pit on the high-terrace and borings in the middle-terrace, by assuming that the older + the younger layer of loess near Bonn = the younger loess at the territory of WUNSTORF *viz.* the neighbourhood of München-Gladbach. [35])

This method of working is fatal because here again the theoretical connexion that always has been made between loess and terrace misled the writer.

If, finally, we look over the arguments that might plead for a synchrony of the terraces of the Lower Rhine and Lower Meuse with the Alpine ice-periods, our conclusion is that till now not one single proof can stand a sharp criticism.

The household word: what we want, are facts, must be our chief guide.

IV. THE CONNEXION BETWEEN THE TERRACES OF THE LOWER-RHINE AND THE LOWER-MEUSE WITH THE SCANDINAVIAN ICE-PERIOD PHENOMENA.

Starting from the supposition that the phenomena of the ice-period were synchronic all over Europe, and so every ice-period of the Alps may be said to have its analogon in an ice-covering of the North-German lowland, the geologists eagerly began to search how the scheme of the Four-Ice-Periods of PENCK and BRÜCKNER drawn up for the Alps, could be adapted to North-German situations. Though warnings against any inconsiderateness were not lacking, the geologists, especially in Germany, published several schemata, one contradicting the other.

Here again abiding by the distinction pointed out above, so that a difference must be made between correlation and synchrony, the attention, in connexion with synchrony must be drawn to the fact that a correlation between the deposits of the Scandinavian Ice-period and the fluvial terraces of the Lower-Rhine and the Lower-Meuse has never been proved and probably cannot be proved, because one gets caught in a labyrinth of auxiliary hypotheses.

As regards synchrony, my researches of late years have proved with certainty that the Scandinavian land-ice was

present at least **once** during the accumulation of an important part of the fluvial deposits of southern origin.

Giving here in concise form the facts published by me in 1920, I shall dwell longer on those I discovered near Ede in 1921 and which have not been described till now.

In 12 places I had already noticed that a distinctly glacial deposit (either boulder clay or glacial gravel) was mixed with southern erratic blocks, or was lying enclosed between layers of exclusively fluvial material of southern origin.

With regard to the phenomena near Ede, represented here after, we submit the following observations.

On the westerly slope of a plateau 16 kilometer long and 3 kilometer broad, rising up from the alluvial Rhine-valley with an escarpement of about 35 M., a factory was built near the railway-station of Ede on the line from Utrecht to Arnhem. In behalf of the water supply, three trenches were made, with a depth of 6-9 M. and a width of 6 M. At a right angle with these trenches some more, as large and as deep, but less long. (See the sketch; scale 1 : 3000).

The profiles brought to light by the cutting of these trenches have been photographed over their whole length and on the sketch the places where the photos were taken are indicated, as well as their orientation. (See plate III-XIV, with explanations). Summarizing the whole, we get the following sketches. (See the profile-drawings at the end).

Which conclusions can we draw from these observations?

1. The Scandinavian Inland-ice deposited near Ede its material into a depth of the terrain, which measured at least 10 M., taking count of the fact, that the terrain was levelled by digging about 5 M.

2. Before the Inland-ice was coming, the Rhine and the Meuse had already deposited layers of gravel and sand, which then **probably** were turned up by the pressure of the Inland-ice.

We can say with certainty, that this deposit is synchronic with the high-terrace of the Rhine and the Meuse situated in the southern part of the Netherlands and the Rhine-province. This deposit doesn't form on the Veluwe (See the map) a terrace but a vast plateau, consisting of heights and depths. These depths were filled up by the Inland-ice, that at the same time, according to the common view, turned up the layers at the bottom, across which it advanced and whereupon it, melting, deposited its material.

3. When the Inland-ice was lying near Ede, at its border a lake was formed, of which we do not know the extension and of

which the depth again must have been 10 M. In this lake settled the glacial sand and when this sand had filled the original lake almost entirely, the southern fresh water-streams came and deposited upon it loam, and later on sand and gravel. The mixed gravel (Scandinavian and southern erratic stones), to be found in the sand, proves that the edge of the ice was not far off.

These southern sand-and gravel-layers built in a yet unknown extensiveness the chain of hills, running from Wageningen to Lunteren and showing heights of 50 M. + O.D. [1]), consequently this chain of hills is **younger** than the terrain, measuring about 20 M. + O.D., near Ede, on which the Land-ice rested during the formation of these hills.

Three questions still remain to be answered.

Given the fact that we get to know 2 elements in the neighbourhood of Ede, namely one **pre-glacial** deposit and one **„glacial"** deposit, the former built up by the Rhine and the Meuse, the latter by Inland-ice together with the same rivers, the question arises: **Where do we find these elements again in the Netherlands?**

A second question is: **With what terrace-deposit of the Lower-Rhine and Lower-Meuse is the „glacial" [2]) deposit of southern material near Ede to be parallelized?**

And at last there is the question: **Which is the relative age of the Scandinavian ice-sheet on the Veluwe?**

A. The answer to the first question is only to be given under a certain reserve, deep incisions failing about everywhere, but bearing in mind the geo-morphological aspect of the landscape, we must reckon among the older pre-glacial chains of hills, the ones, running from Arnhem to the village of Vierhouten, and to the younger „glacial" [2]) chains of hills, those running from Wageningen to Lunteren.

It is only in the first chain of hills we find for the first time a deep incision, near Arnhem of a depth of 13 M. and extending from 52 M. to 65 M. + O.D. (See plate XV and XVI).

When studying the composition of this chain, I observed the following:

I. Uncommonly strong disturbances in the situation of the layers from the deepest part almost to the top. Plate XVI gives an image of these disturbances in the lower part of the incision. **In my opinion, these disturbances are of a tectonic origin.**

---

[1]) + O. D. = + A. P. (Dutch).

[2]) „Glacial" in the meaning of as old as the Scandinavian Land-ice, that deposited its material near Ede.

II. Only in the uppermost part, at about 5 M. below the surface, amidst southern gravel, some granites as big as a fist, were to be found; below it exclusively characteristic boulders originating from southern countries (porphyry and basalt from the Rhine, quartzite and porphyroid from Mairus, in the French Ardennes, *etc*). No other glacial deposits of erratic boulders from Scandinavian origin could be found and so I came to the same conclusion I made already in 1907, that this large chain of hills existed already, before the Inland-ice arrived at the Veluwe. Only the uppermost part is perhaps to be regarded as a deposit of that Land-ice, at least if we ascribe to one single piece of granite so much demonstrative power and overlook the granites to be found in the river-terraces of the southern Netherlands, originating from the South. [36])

The opinion of KEILHACK, that this range of hills from Arnhem to Vierhouten, might be a „Stau-moräne", is as incorrect as his notion, that the glacial landscape-forms in the North of the Veluwe, might be wind-forms. Here again the short visit, KEILHACK paid to the Netherlands in 1915, has led to a wrong insight and it is certainly not accidental, that KEILHACK in his essay regarding the Veluwe, nowhere mentioned, where he had been and which things he exactly observed. [37])

The big and high hill-chains with horizontal crest-line, which arise in the East of the Netherlands from Lochem to Ommen, belong, as I explained in 1910, [38]) to the same category of prae-glacial deposits as those of Arnhem, which is proved by the form and the composition. Showing at the surface the aspect of the Veluwe, we find in the large railway-incision of Nijverdal gravel-layers of southern origin, lifted up only in the centre [1]) and only in the upper most layer we sporadically find granite. When getting to the north of the river Vecht, we arrive at the province of Drente and there we find that all pre-glacial hill-chains have disappeared, because they have sunken away and lie hidden under a deposit, consisting of sharp quartz-sand of an unknown thickness, which at the surface has the same age as the boulder-clay, immediately lying upon it. I had a good opportunity to observe this phenomenon in 1914 and 1915, in a large sand-pit near the station

---

1) In my opinion, the uplifting of these layers [from the bottom to the top of about 20 M.] has not been caused by the moving Inland-ice, but by the folding of the earth-crust. But we have not yet got to the study of the deformations of sand-and gravel-layers by warping, folding and faulting.

of Vries-Zuidlaren. I'll describe here for the first time the profiles, going from the south to the north which I carefully examined.

The layers will be indicated in the following way:

A-sand = fluvial sand with exclusively southern stones and therefore from southern origin, deposited by the Rhine perhaps in cooperation with the Meuse.

Ba = boulder-clay = yellow boulder-clay (Scandinavian origin).

Bb = boulder-clay = red boulder-clay (Scandinavian origin).

C-sand = boulder-sand (Scandinavian origin).

The situation of the layers is **from bottom to top** the following one:

1. At the beginning of the sand-pit **A**-sand, thickness 3 M., at the upper-side covered with an undulated layer of brown-coloured debris of Scandinavian boulders, cemented by ferric-oxyde.
   On this **A**-sand rests **B**a, grey, with yellow spots, thickness 0.3 M. (about 1 foot), unconformably covered with **C**-sand, of a thickness of 0.75 M.
2. 28 M. farther to the North:
   A-sand, exclusively covered with **C**-sand with a thicknes of 1 M.
3. 11 M. farther to the North:
   A-sand, covered with **B**b, hard, dry and of a red colour, thickness 1.3 M., with undulating nether side; upon this layer rests unconformably **C**-sand.
4. 25 M. farther to the North:
   A-sand, covered with **C**-sand and on the boundary between both, small pieces of red boulder-clay.
5. 5 M. farther to the North:
   Exclusively **A**-sand with enclosed loam-bank; above this bank, the **A**-sand is grey — and below it yellow coloured. On the boundary between the loam and the grey sand, there is a thin layer of limonite concretions. Probably we have to do here with the influence of a lake, having existed, formerly or with the influence of a high ground-water level, at which border limonite was deposited.
6. 20 M. farther to the North:
   A-sand, yellow coloured, thickness 3 M. Upon this sand a layer of limonite concretions, thickness 0.05 M; thereupon **A**-sand, grey coloured, with little Scandinavian erratic boulders, thickness 0.5 M. Upon this **A**-sand, grey coloured with a thin layer of loam, of a thickness of 0.3 M. Upon this sand

red boulder-clay, thickness 0.2 M. and thereupon unconformably **C**-sand, 0.9 M.

7. 7 M. farther to the North:
A-sand, yellow coloured, covered with a dark brown, hard and compact layer of limonite, running from the left top to the right bottom; upon this layer **A**-sand, grey coloured, with a lens of debris of Scandinavian boulders; upon this, red boulder-clay, with undulating netherside.

8. 11 M. farther to the North, the end of the sand-pit:
A-sand, yellow coloured, with an uplifted bank of loam, all covered by a horizontal layer of limonite nodules; upon this layer **A**-sand, grey coloured, covered by red boulder-clay, thickness 0.1 M.; thereupon unconformably **C**-sand, thickness 1 M.
On the boundary of the red boulder-clay and the yellow bouldersand, was lying a Scandinavian erratic boulder, horizontally broken into two pieces, the upper half lying at a distance of 2 M. from the lower half.

The opposite ridge of the pit, the one looking on the West, consists only of 2 deposits, namely grey coloured **A**-sand and thereupon **C**-sand, of a thickness of 1 M.

On the boundary between them there lies a thin layer of northern and southern stones, all polished by the wind.

From the above mentioned observations we may conclude, that here again *one* Scandinavian ice-sheet was synchronic with *one* southern deposit.

The yellow boulder-sand is an independent deposit building ridges, which according to their morphological aspect, must bear the name of terminal moraines. (See plate XVII and XVIII).

Finally I'll draw the attention to the fact, that I described in 1920 the results of an microscopical examination of a complete profile of boulder-clay near Zuidlaren (thickness: 1.7 M.) and at Miste near Winterswijk, (thickness: 1 M.) from which it appeared, that this boulder-clay had been deposited in two places, lying far asunder and under the united action of Scandinavian Land-ice and southern rivers. [39])

B. The answer to the second question, is not easy to be given. It is true, that one feels inclined to say: with the middle-terrace of the Lower-Rhine and the Lower-Meuse, but the persons speaking like this, do so under the influence of 2 hypotheses, *viz.*

1. the synchrony of a terrace with one Ice-period and

2. the Land-ice, having covered the Netherlands at least once, is synchronic with the Second Ice-period of North-Germany.

This last point, however, is a hypothesis too, for which the proof has never been furnished.

C. An answer to the last question cannot be given either. At present the current opinion is:

The Netherlands have known one Ice-period, which was synchronic with the Second North-German Ice-period.

In my opinion this conception will later on appear to be incorrect.

Already now voices arise in North-Germany, saying that the *First* Ice-period there is the principal one, the „Haupt-Eiszeit", and A. PENCK, writing about the above mentioned profiles near Ede, which I was able to show him in March 1921, says: „.....So muss man folgern, dass die diluvialen Ablagerungen zwischen Rhein und IJsel älter sind als die vorletzte Interglazialzeit Norddeutschlands". [40])

Now there is yet the question: Have the Netherlands known one or two Ice-periods? According to the above described profiles of Ede and Zuidlaren certainly **two,** in the opinion of the other Dutch geologists **one** period. [41]) What is said about this question in foreign countries, cannot be taken into consideration, the literature of the latest years not being known there. The answer to it we must leave to the future. Only an extensive and skilful research will be able to help us, but no presupposed theories.

Every foreign geologist, not fully acquainted with the phenomena of the field and the Dutch literature, who will notwithstanding endeavour to parallelize the Scandinavian ice-deposits in the Netherlands with the terraces in Middle-Europe and the phenomena of the Ice-period in the Alps and Scandinavia, will become aware of the fact, that his endeavour, as being immature, will be rejected. The time, for drawing up a parallelization, as BROOKS tried to do in 1919, has not yet arrived.

WAGENINGEN, November 1921.

REFERENCES

1) Ch. E. P. Brooks, The correlation of the quaternary deposits of the British isles with those of the continent of Europe. (From the Smithsonian Report for 1917, Washington 1919, p. 277-375),

2) A. Penck, Zur Periodicität der Thalbildung (Verh. d. Gesellsch. f. Erdkunde zu Berlin, 1884, p. 39).

3) L. du Pasquier, Ueber die fluvioglacialen Ablagerungen der Nord-Schweiz. (Beiträge zur geologischen Karte der Schweiz, Lieferung 31, Bern, 1891, p. 28, 68, 124).

4) E. Dubois, On an aequivalent of the Cromer Forest-Bed in the Netherlands. (Proceedings Royal Academy of Sciences at Amsterdam, Meeting of Sept. 24, 1904. Vol. VII, p. 214).
E. Dubois, La pluralité des périodes glaciaires dan les dépôts pleistocènes et pliocènes des Pays-Bas (Archives du Musée Teyler, 2e Série, 2e partie, Haarlem, 1906 p. 163).

5) A. Penck und E. Brückner, Die Alpen im Eiszeitalter, Bd. II, 1905, p. 669, „Interglaciale Schotterterrassen".

6) O. Ampferer, Ueber die Entstehung der Inntal-terrassen. (Zeitschr. f. Gletscherkunde, Bd. III, 1908, p. 52).
V. Hilber, Gegenbemerkungen über Terrassen und mittelsteirische Wanderblöcke (Zeitschr. f. Gletscherkunde, Bd. IV, 1909, p. 71).
V. Hilber, Entstehung der quartären Schotterterrassen im Umkreise der Alpen. (Zeitschr. f. Gletscherkunde, Bd. IV, 1910, p. 304).
E. Brückner, Bemerkungen zu Hilber's „Entstehung der quartären Schotterterrassen im Umkreise der Alpen. (Zeitschr. f. Gletscherkunde, Bd. IV, 1910, p. 305).
O. Ampferer, Ueber einige Grundfragen der Glazialgeologie. (Verhandelungen d. geol. Reichsanstalt in Wien, 1912, p. 237).

7) A. Heim, Geologie der Schweiz, Bd. I, 1917, p. 270.

8) F. Levy, Die eiszeitliche Vergletscherung der Südalpen zwischen Dora Riparia und Etsch. Eine prinzipielle stratigraphische Untersuchung (Zeitschr. f. Gletscherkunde, Bd. IX, 1915, p. 225).

9) E. Levy, Diluviale Talgeschichte des Werdenfelser Landes und sein Nachbargebiete. (Ostalpine Formenstudien, Abt. I, Heft 1, 1920, p. 172 and 174).

10) A. Rothpletz, Die Osterseen und der Isar-Vorlandgletscher. (Landeskundl. Forschungen d. geograph. Gesellschaft in München, Heft 24, 1917, p. 23, 31, 43, 68 and 128).

11) W. Deecke, Kritische Studien zu Glazialfragen Deutschlands. (Zeitschr. f. Gletscherkunde, Bd. XI, 1918, p. 34).

12) L. de Lamothe, Sur le rôle des oscillations eustatiques du niveau de base dans la formation des systèmes de terrasses de quelques vallées. (Compte rendu de l'Académie des Sciences, Paris, Tome 132, 1901, p. 1428).
L. de Lamothe, Étude comparée des systèmes de terrasses des vallées de l'Isser, de la Moselle, du Rhin et du Rhône (Bulletin Soc. géol. de France, Série IV, Tome I, p. 97).

13) M. Boule, Les Grottes de Grimaldi, résumés et conclusions des études géologiques. (L'Anthropologie, Tome XVII, 1906, p. 257).

14) J. Cvyic, Entwicklungsgeschichte des Eisernen Tores. (Petermans Mitteilungen, Ergänzungsheft No. 160, 1908, p. 44).

15) K. Wolff, Die Terrassen des Saaletals und die Ursachen ihrer Entstehung. (Forschungen zur deutschen Landes- und Volkskunde, Bd. XVIII, Heft 2, 1909, p. 167).

16) L. Siegert, Zur Theorie der Talbildung. (Zeitschr. d. deutschen geol. Gesellsch. Monatsbericht No. 1, 1910, p. 1).

16a). J. Ahlburg, Über das Tertiär und das Diluvium im Flussgebiete der Lahn (Jahrbuch der preuss. geologischen Landesanstalt für 1915, Band XXXVI, Teil I, p. 269). A very interesting study with reference to the terraces of the Middle-Rhine in general and those of the Lahn particularly.

17) W. Kilian et M. Gignoux, Les formations fluvio-glaciaires du Bas-Dauphiné. (Bulletin des services de la carte géologique de la France, Tome XXI, 1911, p. 74).

18) G. Zeil, Corrélations entre les terrasses quaternaires, les récurrences glaciaires et les mouvements ascensionnels de l'écorce terrestre. (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Tome 169, 1919, p. 1406).

19) Th. F. Jamieson, On the cause of the depression and re-elevation of the Land during the glacial period. (Geological Magazine, 1882, p. 400).
M. P. Rudzki, Deformationen der Erde während der Eiszeit. (Zeitschr. f. Gletscherkunde, Band I, 1906, p. 182).
R. v. Köveslithy, Zur Erklärung d. alten Strandlinien. (Zeitschr. d. Ungarischen geol. Gesellsch. Band XXXII, 1902, p. 394).
G. de Geer, Kontinentale Niveauveränderungen in Norden Europas. (Petermanns Mitteilungen, 1912, II, p. 121).

20) A. Penck, Morphologie der Erdoberfläche, II, 1890, p. 531 and 660.

21) E. von Drygalski, Die Geoiddeformationen der Eiszeit. (Zeitschr. d. Gesellsch. f. Erdkunde zu Berlin, XXII, 1887, p. 169).
R. Daly, Pleistocene glaciation and the Coral reef problem. (American Journal of Science, 4th Series, Vol. XXX, p. 29).
G. Molengraaff and M. Weber, On the relation between the pleistocene glacial period and the origin of the Sunda Sea. (Proceedings of the Royal Academy of Sciences. Amsterdam Vol. XXVIII, 1920, p. 497).

22) C. H. Oostingh, Contribution to the knowledge of erratic boulders of southern origin being found in the Netherlands and their neighbourhood. (Proceedings of the Agricultural University at Wageningen, XIX, 1921) [Dutch]. This monography contains 164 pages, 2 maps, 4 plates and an extensive bibliography.

* * *

The only pamphlet, drawing our attention to the petrographic method in the investigation of river-terraces is: W. Soergel, Die Ursachen der diluvialen Aufschotterung und Erosion, Berlin, 1921. In this book the author gives us the following important remarks:

„.....Petrographische Schotteruntersuchungen können auch über die Ursachen einer Aufschotterung, über das Klima, in dem sie statt fand, und damit über die allgemeine Alterstellung im diluvialen System Aufschluss geben; sie können in diesem Zusammenhang zum Teil eine wichtige Stütze werden für den faunistischen Befund, zum Teil die Deutung dieses Befunds, die fast stets von rezenten, oft keineswegs hinreichend bekannten oder eindeutige Schlüsse gestatteten Verhältnissen ausgeht, korrigieren. Den Fragen nach der speziellen Alterstellung von Schottern mit interglazialer Fauna, nach den Vorgängen in unseren Flusstälern zur Postglazialzeit, die heute nur in grossen Zügen, nicht in den Eizelheiten erkennbar ist, kann mit Erfolg vor allem auf diesem Wege nachgegangen werden. Die nicht unbeträchtlichen Schwankungen, die in der petrographischen Zusammensetzung der einzelnen Kies- und Schotterlagen selbst eines Aufschlusses bestehen, machen zur Gewinning brauchbarer Daten natürlich die Untersuchung zahlreicher und nicht zu kleiner Proben notwendig. Ueberhaupt muss eine Methodik der Schotteruntersuchung und der Bewertung erst ausgearbeitet werden. Die einzelnen Schichten sind nach der Grösse ihrer Komponenten verschieden zu beurteilen. Dasselbe Gestein aus einem bestimmten Teil des Einzugsgebiet muss in Sanden oder feinen Kiesen in einem anderen Mengenverhältnis vertreten sein, als in gröberen Kiesen und Schottern. Hier spielt die Widerstandsfähigkeit des Gesteins gegen Abrollung und Zertrümmerung beim Verfrachtungsprozess eine entscheidende Rolle, eben so das spezifische Gewicht. Für Gesteine von gleichen physikalischen Eigenschaften bezüglich der Einwirkungen der fluviatilen Verfrachtung ist zur richtigen Bewertung ihrer prozentualen Beteiligung und der herrschenden Geröllgrössen die Länge des Wegs vom Anstehenden bis zur Ablagerungsstelle in Rücksicht zu ziehen. Die Geröllgrösse und damit das Mengenverhältnis, in dem ein Gestein in feineren und gröberen Kiesen beteiligt ist, hängt also von einer Summe verschiedenartiger Bedingungen ab. Für petrographische Schotteruntersuchungen genügt es daher nicht nur das Mengenverhältnis der einzelnen Gesteine nach Gewicht oder Volumen festzustellen; es muss der Grad der Härte oder Zähigkeit, das spezifische Gewicht, die Grösse der Gerölle, in jedem Falle die Entfernung vom Ursprungsort, das Massenverhältnis in feinen, mittelgroben und groben Kiesen vermittelt, es müssen alle diese Daten in ihrem gegenseitigen Abhängigkeitsverhältnis geprüft werden. An einem gut aufgeschlossenen diluvialen Kieslager eines Flusses, dessen Einzugsgebiet zu damaliger Zeit vollständig bekannt ist, wäre zunächst eine Methodik aufzustellen. **Hier öffnet sich der induktiven Forschung ein weites Arbeitsfeld,** aus dem der Diluvialgeologie der nicht vereist gewesenen Gebiete, deren diluvialen Bildungen die wichtigsten Dokumente zur Entwicklungsgeschichte des Menschen und der jüngeren Säugetiere und damit zu einer allgemeinen Entwicklungsgeschichte liefern, eine feste, der reinen Spekulation entrückte Grundlage erwachsen muss.

23) A. Wichmann in his contribution: On fragments of rocks from the Ardennes found in the Diluvium of the Netherlands, north of the Rhine. (Proceedings Royal Academy of Sciences at Amsterdam, Meeting of Dec. 30, 1905, Vol. VIII, p. 518, with map) was the first one, who made the supposition of an ice-sheet in the Ardennes. To my opinion however, expressed in my book: „The soil of the Netherlands, Vol. II, The Quaternary Period," Amsterdam, 1920, p. 490 (Dutch), the Ardennes have known during the Glacial Period only an extreme weathering of the rocks by freezing and thawing, by which

process considerable talus have been formed. In the Ardennes we find back the **periglacial facies** of the Inland-ice.

24) W. DEECKE, Kritische Studien zur Glazialfragen Deutschlands. (Zeitschr. f. Gletscherkunde, Bd. XI, 1918, p. 52).

25) J. LEIVISKÄ, Ueber die Oberflächenbildungen Mittel-Ostbottniens. (Fennia, Tome 25, No. 2, Helsingfors 1907, p. 107). With a photograph of the blocks.
J. LEIVISKÄ, Ueber den See Oulujärvi und seine Uferformen. (Annales Academiae Scientiarum Fennicae, series A, Vol. III, Number 12. Helsingfors, 1913, p. 102).
See also the note of G. FORCHHAMMER, the Danish geologist, about the working of sea-ice in the Belt in: Bulletin de la Societé geologique de France, 2e Série, T. IV, 1847, p. 1181 and the communications on the working of the flakes of river-ice of J. PRESTWICH in: Philosophical Transactions, Vol. 154, 1864, p. 287.

26) H. BEHLEN, Glacialgeschrammte Steine in den Mosbacher Sanden. (Jahrb. d. Nassauischen Vereins f. Naturkunde, Jahrg. 57, Wiesbaden, 1904, p. 173).
He, who wishes to know all the causes by which scratches on cobblestones and pebbles can be formed, must consult:
A. BÖHM, Bekannte und neue Arten natürlicher Gesteinsglättung. (Mitteilungen d. geographischen Gesellschaft in Wien, Bd. 60, 1917, p. 335).

27) In the collections of my Museum at Wageningen, is only one fragment of rock, probably originated from the Vosges or the Black Forest among 45 well-determined rock-types of the Ardennes and the Eifel. It is a strongly-weathered pegmatite, found among a great number of erratic stones from the mountaineous territories of the Rhine. When considering the fact, that 1000 meter farther to the North-West a great number of Scandinavian boulders was lying, among which were different pieces of the well-known fresh and unweathered pegmatite from Sweden, I hold myself entitled to say, that this pegmatite, the first find of this kind, is of southern origin.

28) L. RUTTEN, Die diluvialen Säugetiere der Niederlande. Utrecht, 1909, p. 102.

29) H. F. OSBORN, The age of Mammals, London 1910, p. 379.

30) W. SOERGEL, Elephas trogontherii Pohl. und Elephas antiquus Falc., ihre Stammesgeschichte und ihre Bedeutung für die Gliederung des deutschen Diluviums. (Palaeontographica, Bd. LX, Stuttgart, 1912, p. 99).

31) W. WUNSTORF and G. FLIEGEL, Die Geologie des niederrheinischen Tieflandes. (Abhandlungen der preussischen geologischen Landesanstalt, Neue Folge, Heft 67, Berlin, 1910, p. 117).

32) L. v. WERVEKE, Löss auf der Niederterrasse. (Mitteilungen der geologischen Landes-anstalt von Elsass-Lotharingen, Vol. VII, 1909, p. 133).

33) W. WUNSTORF, Ueber Löss und Schotterlehm im niederrheinischen Tiefland. (Verhandlungen d. Naturhistorischen Vereins d. Rheinlandes und Westfalens, Vol. LIX, 1912, p. 334); J. AHLBURG, p. 363 of his treatise, mentioned in reference 16a.

34) J. v. Baren, Older and younger löss in the Netherlands. (Journal of the Royal Dutch geographical Society, Vol. XXXIII, 1916, p. 201; with photographs, mineralogical and physico-chemical analyses).
J. v. Baren, The soil of the Netherlands, Vol. II, Amsterdam, 1920, p. 652 (Both in Dutch).

35) E. Zimmermann (II), Löss und Decksand am Südrande der Niederrheinischen Bucht. (Jahrb. d. preussischen geologischen Landesanstalt f. 1918, Vol. XXXIX, 1, p. 157).

36) J. v. Baren, The morphology of the diluvium westward of the IJsel. (Journal of the Royal Dutch geographical Society, Vol. XXIV, 1907, p. 129, with plates and map; Dutch).

37) K. Keilhack, Das glaziale Diluvium der mittleren Niederlande. (Jahrbuch d. preussischen geologischen Landesanstalt f. 1915, Vol. XXXVI, 1, p. 458, with map).

38) J. v. Baren, The morphology of the Diluvium eastward of the IJsel. (Journal of the Royal Dutch geographical Society, Vol. XXVII, 1910, p. 893. With plates and map; Dutch).

39) J. v. Baren, The soil of the Netherlands, p. 556-562. (Dutch).

40) A. Penck, Das Alter des Diluviums zwischen Rhein und IJsel. (Journal of the Royal Dutch geographical Society, Vol. XXXVIII, 1921, p. 554).

41) All the arguments pro and con the hypothesis of a repeated ice-covering of the Netherlands, I discussed in detail in my Dutch book „The soil of the Netherlands", p. 589-608.

EXPLANATION OF THE PLATES.

PLATE Ia. A block of white quartz-sandstone, often named lignite-sandstone („Braunkohlensandstein"), found by the author in May 1921 naer Gulpen, situated in the oldest gravel-accumulations of the Meuse. (See map I). The dimensions are: Length 2.35 M., breadth 1.40 M., height 0.95 M. In the Netherlands we find these blocks, which are often gigantic, in several places. (Gulpen, Maastricht, Heerlen, Winterswijk, Arnhem, Wageningen, a.s.o.).

PLATE Ib. shows the numerous disturbances, to be seen in every gravel-pit, as well in the fluvial accumulations southward of the Rhine as in the ones northward of the Rhine. Boths photographs were taken in May 1921, in a gravel-pit near Gulpen by Mr. J. MEERTENS.

Every geologist judging, that the disturbances southward of the Rhine are of tectonic origin, the dislocations inside the area of the Inland-ice, northward of the Rhine, are said to be of glacial origin. Nobody however, supposes the possibility, that these disturbances too can have a tectonic origin.

PLATE IIa. Loess- and gravelpit in the middle-terrace of the Meuse near Smeermaas.

PLATE IIb. A wall of the pit of plate IIa.
a. Younger loess, decalcified; thickness 0.90 M.
b. Younger loess, undecayed; amount of lime 12 %; thickness 3.65 M.
c. Older, decayed loess; thickness 1 M.
d. Fine, loamy sand with gravel; thickness 1.4 M.
e. Coarse gravel of the middle-terrace.
(Plate IIa and IIb have been taken by Mr. L. v. VUUREN, May 1921).

PLATE III and IV. The whole wall consists, from top to bottom, of fluvial material, deposited there by the Rhine and the Meuse with mutual cooperation, as appears from its petrographic composition. The original situation of the layers of gravel and sand have been strongly disturbed.

PLATE V. The greater part of this picture is occupied by disturbed layers of fluvial sand and gravel.
At the left side, at the top, the beginning of a glacial deposit is to be seen, consisting of Scandinavian erratic boulders, lying in a small layer of sand, on the right side already being levelled by digging.

PLATE VI. In the middle and on the right side the strongly disturbed, grey coloured fluvial layers of southern origin (a); thereupon, unconformably, a deposit of fine sand, horizontally stratified, with Scandinavian erratic boulders (b).
The structure of these layers clearly points to a deposit in a lake (glacio-lacustrine).

The inclination of the glacial sand-beds is 2°—5°; that of the tilted fluvial layers 15°—30°. The sand has a yellow colour and is limeless; at its basis lies a layer of northern erratic boulders, the ground-moraine of the Scandinavian Land-ice (c). The thickness of this glacio-lacustrine layer amount (under the bar at the left of the picture) to 1.70—2.30 M. The direction is W—E, that of the horizontal sand-beds, almost at right angles to the first, is N.E—S.W.

In the higher part, now quite being levelled by digging, I examined the presence of the following Scandinavian boulders: granite in different varieties, pegmatite, diorite, gabbro, quartz-porphyry, basalt, diabase, folded gneiss, conglomerate-gneiss and mica-schist. Next to it I found stones, of which cannot be said for sure, that they are not of northern origin and therefore a southern origin is not to be rejected without further ado, namely: quartzite, sandstone, conglomerate, lydite and flint, whereas I found at the same time slates, decidedly being of southern origin.

Plate VII, VIII and IX. These plates show the continuation of the layers a, b and c from N.E.—S.W. Bx consisted of Scandinavian boulders and stones of southern origin.

Plate X. The continution of layers a, b and c from W.—E. The dotted line shows, how the ground-moraine of the Land-ice disappeared in an easterly direction. On the occasion of a boring near the skirt of the wood (at the right side) the ground-moraine was found lying 14 M. below the surface. Bx = gravel and sand with Scandinavian and southern stones. Regarding the signification of d and e, see the explanation of plate XIII.

On the back-ground the railway from Ede (at the left) to Arnhem.

Plate XI. The layers at the edge of plate X (at the left). The layers strike W. (left) to E. (right).

a = Sand and gravel of southern origin.
c = Groundmoraine.
b = Glacio-lacustrine deposit.
bx = Mixed gravel (Scandinavian and southern boulders).

Plate XII. The whole wall, running from W. (left) to E (right), is occupied by the glacio-lacustrine layer (b), but close to the right, a yellow-brown spotted limeless clay-bed (d) has been deposited on it, the thickness increasing towards the East to 1.30 M. Upon nearer examination, it was verified, that this clay did not contain any stone of northern origin but consisted only of colourless grains of quartz, so the clay must be fluvial one. At the right side the terrain is rising towards the skirt of the wood, which is caused by the presence of the layers d and e to be seen on plate XIII.

Plate XIII. On this plate we see from bottom to top the following three layers:

I. The glacio-lacustrine layer (b), thickness 5 M., the base of it, the ground-moraine (c) has sunk into the depth.

II. the fluvial clay-bed (d), here of a thickness of 1.3 M.

III. A sand-bed (e), bleached at the top, horizontally stratified and enclosing little gravel-layers, which are consisting of some distinctly rolled Scandinavian erratic boulders and a great many pebbles of southern origin, transported by the Rhine and the Meuse.

Plate XIV. A trench, made some M. farther to the south, in W-E direction (this means from the factory to the skirt of the wood), showed in its depth of 10 M. and over the whole length, that the soil consisted

of sand with some little gravel-layers, in which the following stones were found: quartz, quartzite, lydite, sandstone, flint, Nahe-porphyry and only very few pieces of granite. The situation of the layers is perfectly horizontal; in the middle again a limeless clay-bed is to be seen, the southern continuation of the one, showed on plate XIII (layer d).

The complex of layers of plate XIV, is to be continued to the skirt of the wood on the back-ground, where layer e is slowly increasing and is rising to a great height; gravel-pits show the presence of some granite-pebbles between southern stones. The supposition is not to be declined that *in this case* the granites are too of southern origin.

PLATE XV. This plate shows the deep incision, with a depth of 13 M., north of Arnhem, looking from south to north.

The walls consist of layers of fluvial material, disturbed from bottom to top.

Only in the uppermost part I found twice a granite. After KEILHACK's opinion **37**) the whole plateau (height 50—110 M. above O. D.) is a terminal moraine. A. PENCK, the well-known glaciologist of Berlin, however held a quite different opinion. The reason of it is, that while KEILHACK had not seen any incisions in the terminal moraine from Arnhem to Vierhouten, I was able to show PENCK the incision, represented on this plate. After he had seen the great sections, he wrote as follows: **40**)

„Darum halte ich es für unrichtig, wenn KEILHACK bei Arnheim Endmoränen angiebt. Die dortigen Hügel bestehen lediglich aus zusammengestaute Rheindiluvium. Sie haben *nicht* Moränenform, sondern tragen das charakterische Mittelrelief, welches durch die Erosionswirkungen des rinnenden Wassers gebildet wird".

I myself came already to the same opinion, long before the above-mentioned incision was opened and expressed this in 1907. **36**)

PLATE XVI shows part of the right wall of the incision (at the bottom) and demonstrates the great disturbances of the fluvial layers. After my opinion we have to do here with a tectonic phenomenon and not with disturbances, caused bij the pressure of the inland-ice, which according to the general opinion was lying upon this plateau. I think, that this plateau is an upheaved block, perhaps a little folded, but at any rate lifted up.

The answer to this very difficult question, however, can only be given in the future.

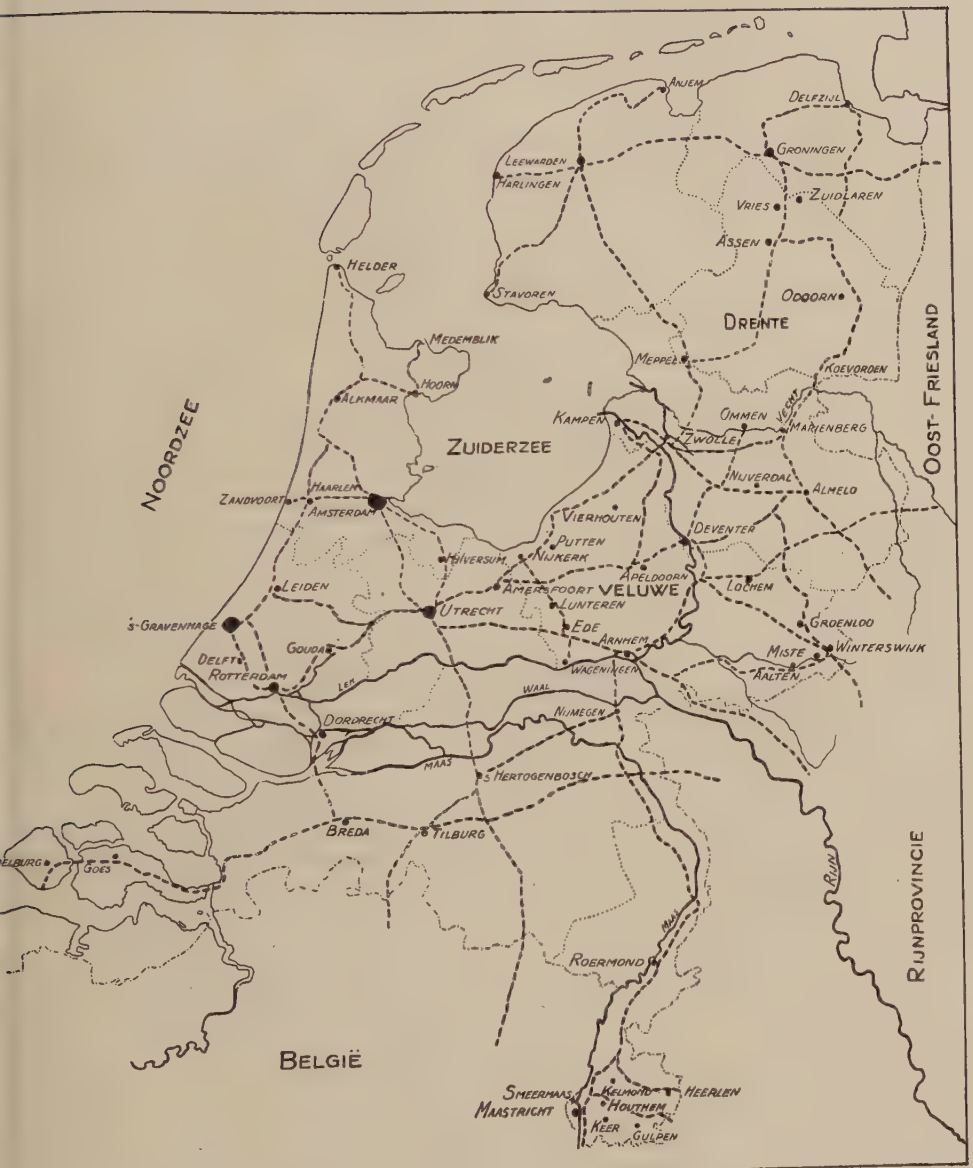
PLATE XVII represents the glacial landscape near Odoorn (Drente). This landscape consists of terminal moraines, built of yellow, limeless sand with Scandinavian boulders at the bottom.

PLATE XVIII. A vertical section of the above-mentioned terminal moraine.

1 = sand, deposited by the wind in historical times.
2 = ancient soil-surface.
3 = bleached sand (Dutch: schierzand; German: Bleichsand).
4 = hardpan (Dutch: zandoer; German: Ortstein).
5 = glacial sand with Scandinavian boulders at the bottom.

TOPOGRAPHICAL MAP OF THE NETHERLANDS

(Scale 1 : 1325000)



Rivers.

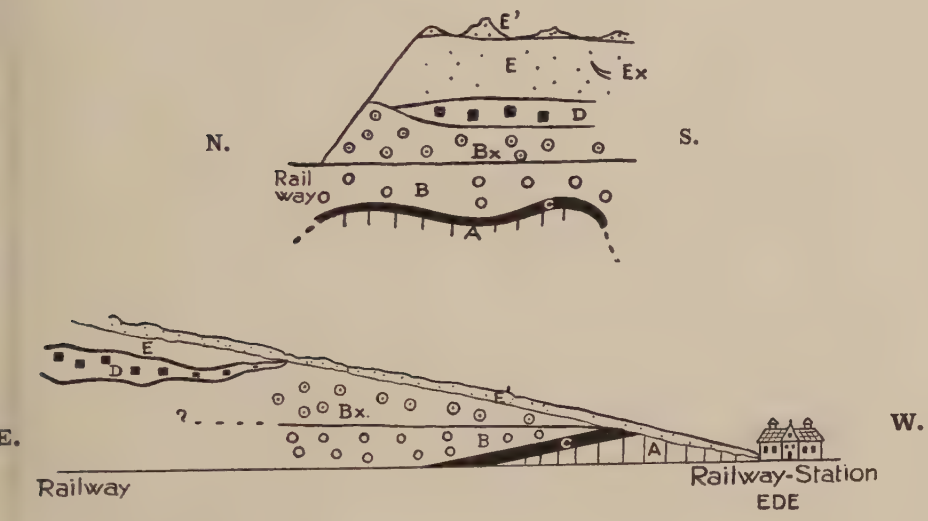
Frontiers between the countries.

Frontiers between the provinces.

Railways.

SCHEMATICAL SECTIONS THROUGH THE NEIGHBOURHOOD OF EDE,

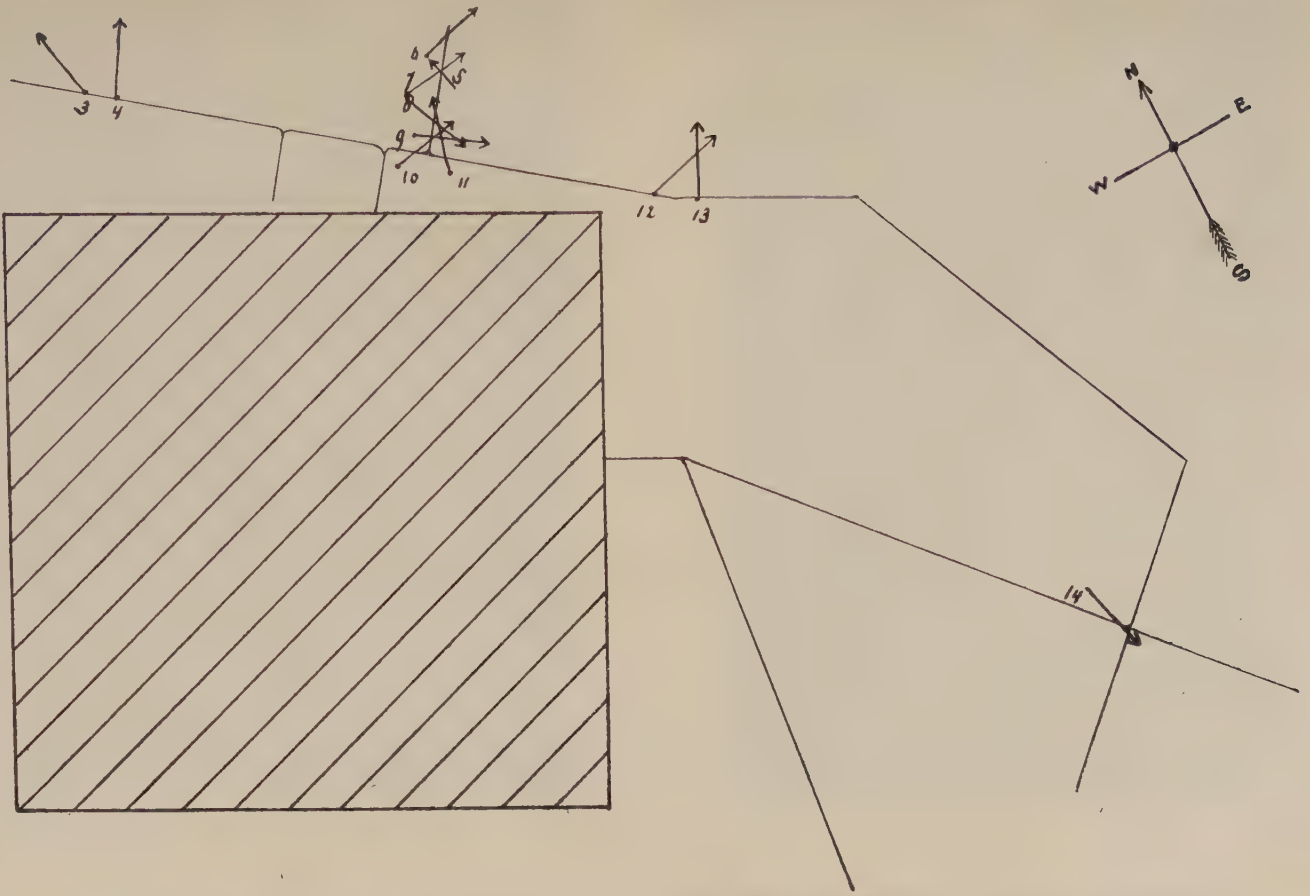
SHOWING THE MUTUAL CONNEXION BETWEEN THE SCANDINAVIAN INLAND-ICE AND THE FLUVIAL DEPOSITS OF THE LOWER-RHINE AND LOWER-MEUSE ON THAT PLACE.



A = Disturbed layers consisting of fluvial material of southern origin.
C = Ground-moraine of the Scandinavian Inland-ice.
B = Glacio-lacustrine layers deposited bij the Inland-ice into a lake, formed along the border of the Ice.
Bx = Sand-layer with enclosed gravel-beds, composed of Scandinavian boulders (some ones striated and abraded by glacial wear) and fluvial stones of southern origin.
D = Fluvial loam.
E = Fluvial sand with some little stones of southern origin and on one plot a strongly decayed tusk of ELEPHAS (Ex).
E′ = Windblown-sand.

PLAN OF THE FACTORY NEAR EDE.

(Scale 1 : 3000).



The straight lines represent the trenches dug out; the arrows indicate the places from which the photographs have been taken; the numbers correspond with the numbers of the plates.

The railway Ede—Arnhem (left to right) lies 250 M. northward of the trenches.

PLATE I*a*

PLATE I*b*

PLATE II*a*

PLATE II*b*

a

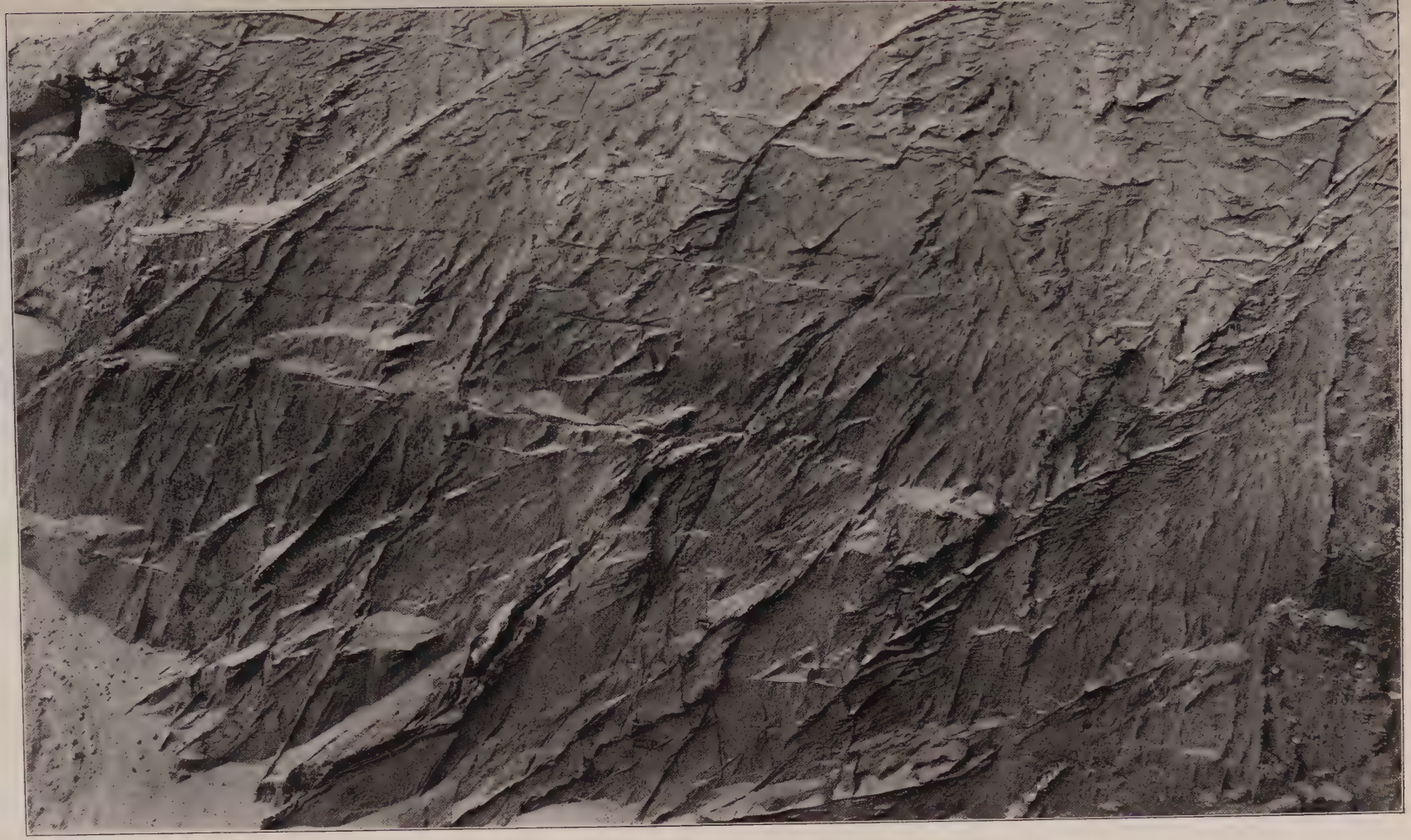
b

c

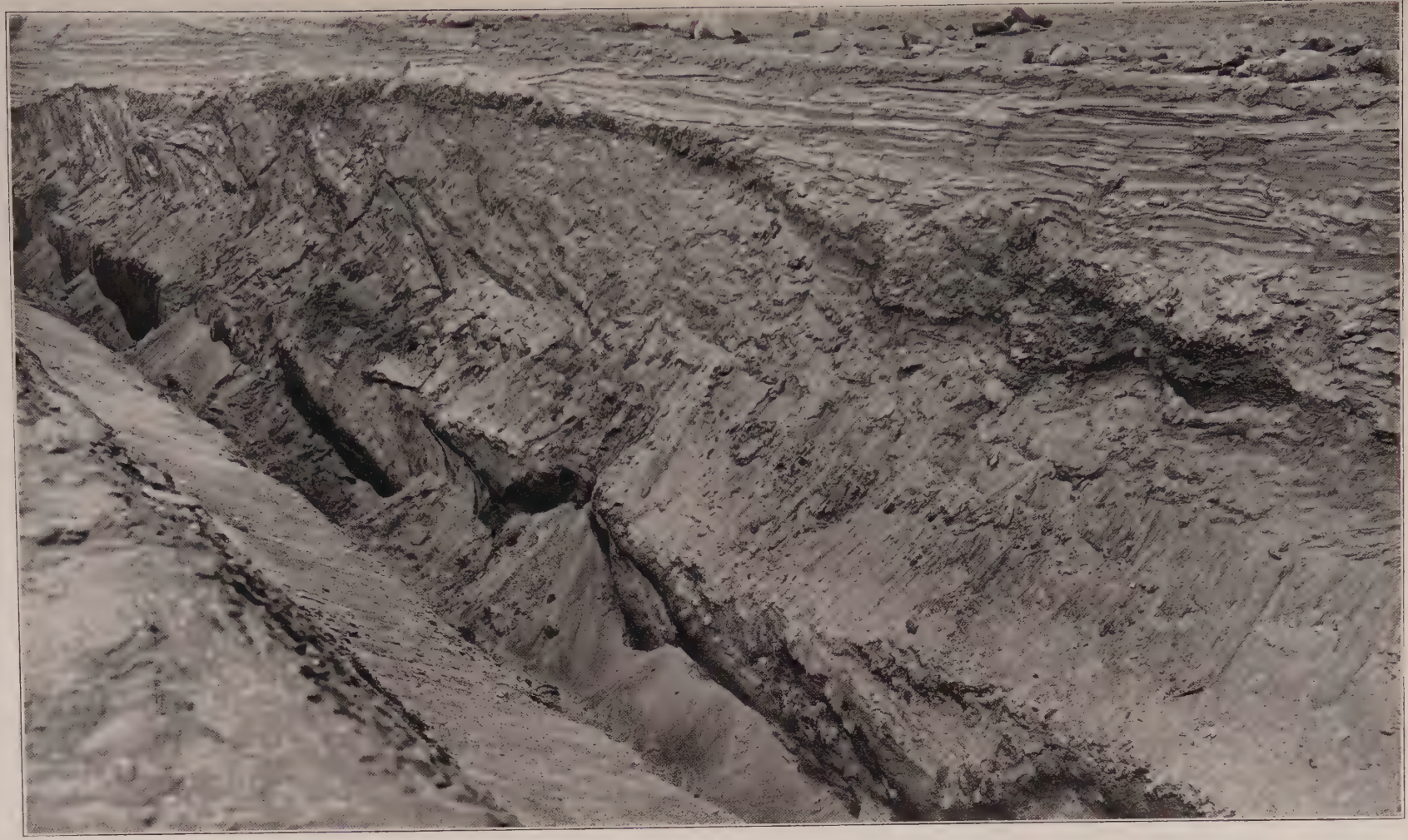
d

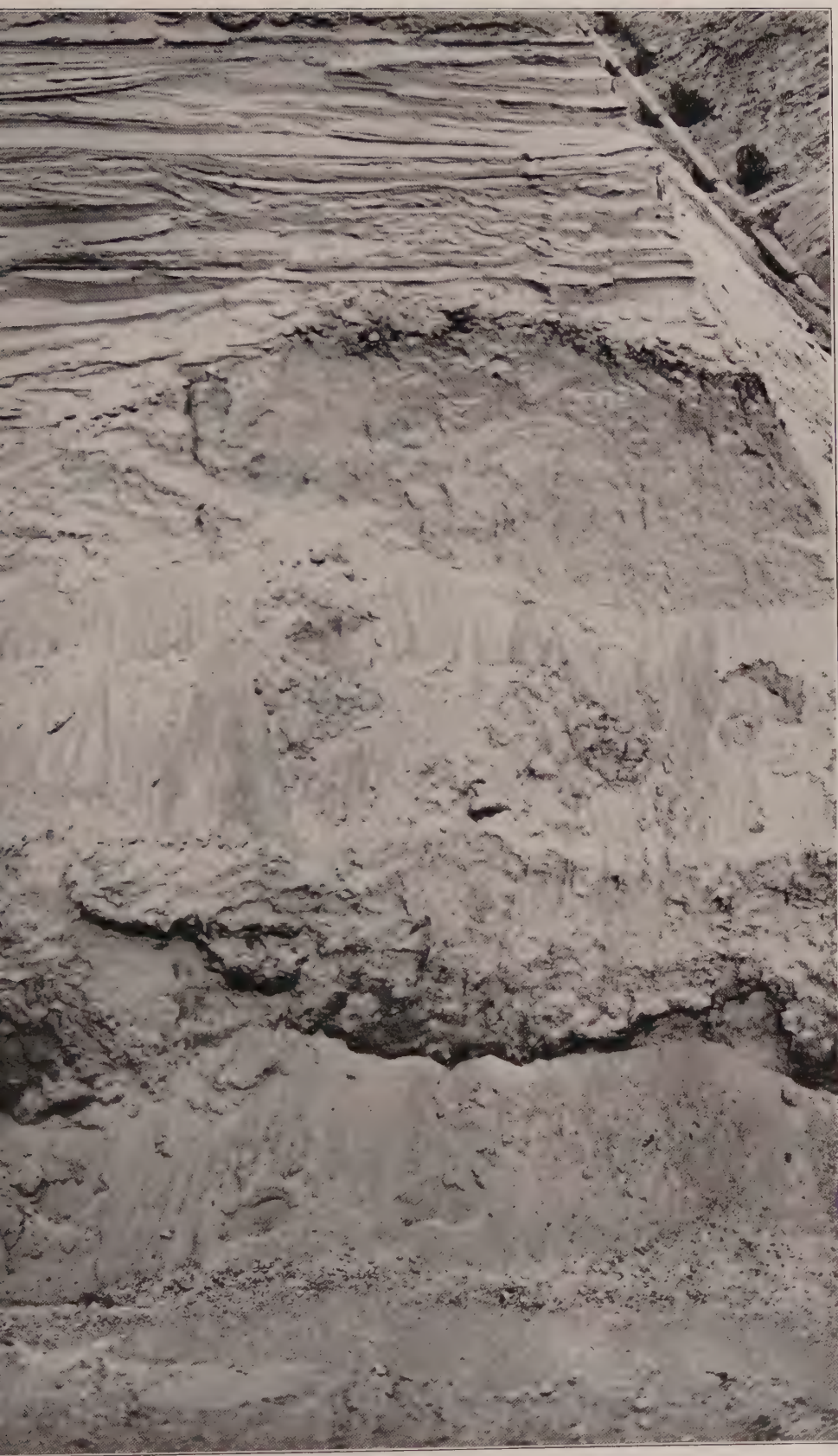
e

AMSTERDAM



a




b
c
a

6

LEGPERIODEN EN EIERPRODUCTIE BIJ EENIGE WILDE VOGELSOORTEN, VERGELEKEN MET DIE BIJ HOENDERRASSEN

DOOR

D. TOLLENAAR

WITH

A SUMMARY IN ENGLISH (LAYINGPERIODS AND EGGPRODUCTION OF SOME WILD BIRDS, AS COMPARED WITH THOSE OF DOMESTIC FOWL).

VOORWOORD

De in deze studie verwerkte gegevens zijn voornamelijk afkomstig van de nestkastproeven op „N.-Houderinge" en „Oranje Nassau's Oord".

De eerstgenoemde worden door schrijver hiervan uitgevoerd op het genoemde landgoed te Bilthoven, eigendom van den Heer H. J. DE JONG SCHOUWENBURG te Amsterdam.

De laatstgenoemde proeven werden verricht door den Heer G. WOLDA, Ornitholoog bij den Plantenziektenkundigen Dienst te Wageningen, die mij zijn gegevens voor studie vrij ter beschikking stelde. Mede werd door den Heer WOLDA voor de uitvoering van een deel der graphieken in dit opstel gepubliceerd, zorg gedragen. Mijn hartelijken dank voor deze hulp en den voortdurenden steun bij mijne nestkastproeven ondervonden.

Wageningen, Maart 1921 D. TOLLENAAR

I. INLEIDING.

(De tusschen haakjes geplaatste vetgedrukte cijfers verwijzen naar het litteratuuroverzicht achterin).

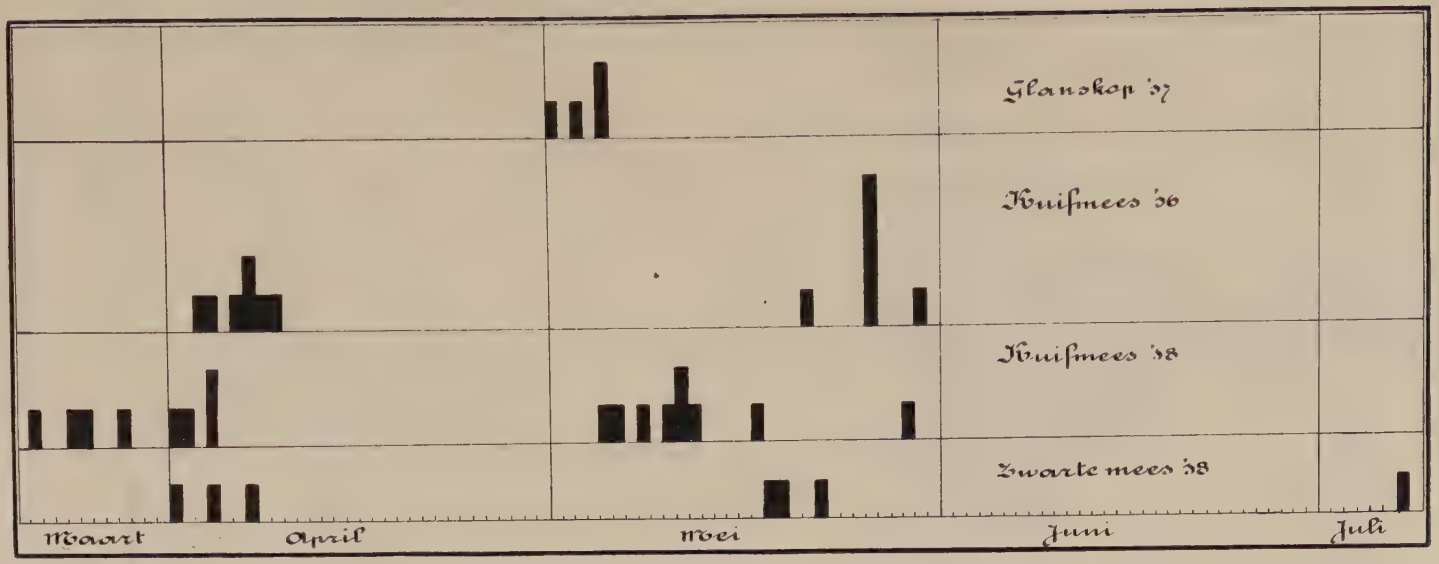
Waar eerst de laatste tientallen jaren aan de hoofdtakken van den landbouw een streng wetenschappelijke basis gegeven is, hoeft het ons niet te verwonderen, wanneer op terreinen, die de landbouw niet direct zóó zichtbaar raken, als o.a. plant en bodemkunde dit doen, men nog niet zoover gevorderd is. Hieruit is het o.a. te begrijpen, dat de *vogelphysiologie* nog in haar allereerste stadium van ontwikkeling verkeert.

Dat echter een zuiver wetenschappelijke ontwikkeling van de vogelstudie een eerste eisch voor een goeden vogelstand en dus ook meestal voor betere landbouwvoorwaarden is, hoeft hier verder toch zeker niet te worden bepleit.

Het eerste, wat ons in deze richting te doen staat is, door *stelselmatig werk* bepaalde verschijnsels *statistisch vast te leggen*, om ons aldus te orienteeren. In dit verband wordt hierbij eenig materiaal over broedverschijnselen van enkele wildlevende vogelsoorten gepubliceerd. Achteraf kwamen mij drie opvolgende studies, uitgegeven door het Amerikaansche „Dep. of Argiculture", getiteld „a Biometrical Study of Egg Production in The Domestic Fowl", door R. Pearl en F. Surface onder oogen. Deze studies geven de eerste goede statistieken over het eierleggen door enkele rassen van onze gewone kip. Daar zij zich op analoog terrein bewegen, geven zij aanleiding tot eenige interessante vergelijkingen. De schrijvers zijn overtuigd van de fundamenteele beteekenis van uitgebreid statistisch materiaal. En wat zij in dit opzicht van de kip zeggen, herhalen wij gaarne voor de studie der wilde vogelsoorten, n.l. „The need of such study (an analytical study of eggproductionstatistics), however, is apparent if it be considered, that only bij analysis of comprehensive statistics of egg production, can we hope to reach a definite formulation of the fundamental biological laws, underlying the proces itself."

De studie in de vrije natuur is enorm veel ingewikkelder, dan bij eenvoudige laboratoriumgevallen en bij proeven met kippen, waarbij we de omstandigheden voor een groot deel in onze macht hebben (terwijl we bij de wilde vogels maar hebben af te wachten, welke combinaties van — bovendien nog zeer wisselende — omstandigheden de natuur ons wil brengen). Kunstgrepen, als nestkast- en ringproeven zouden de studie der vogels bovendien weinig baten, als deze dieren de vrijheid en bewegelijk-

FIG. 1.



Verloop der legperioden bij eenige meezensoorten.

(Course of the layingperiods of some Parusspecies).

heid bezaten, die o.a. dichters hun toewijzen. Het feit, dat ieder vogelindivudu *een vast domicilie van geringe afmetingen bewoont*, is de voor vogelstudie gunstige omstandigheid, zonder welke vrijwel elke verdere poging tot benadering der verschijnselen vruchteloos zou zijn geweest.

II. OVER VERLOOP EN BEGRENZING VAN DE LEGPERIODEN DER MEEZENSOORTEN (PARIDAE).

Fig. 1 geeft een idee van het algemeen verloop van de legperioden der meezensoorten. Een vertikaal blokje bij een bepaalden datum geeft aan, dat een individu dien dag een legsel begon. Naarmate meer broedsels per dag begonnen werden, is de lengte ervan evenredig hooger. De gekozen voorbeelden bevatten wel slechts weinig gegevens, maar daardoor wordt het aantal verstoringen geringer en geven zij zoodoende een zoo zuiver mogelijk beeld van 't eigenlijk verloop. In sommige jaren wordt n.l. door verstoren van nesten door natuurlijke, zoowel als door opzettelijke oorzaken (moedwillige nestvernieling) het verloop der legperiode vertroebeld. Omdat de verstoorde individuen veelal op een ongewonen tijd tot het maken van een nieuw broedsel overgaan.

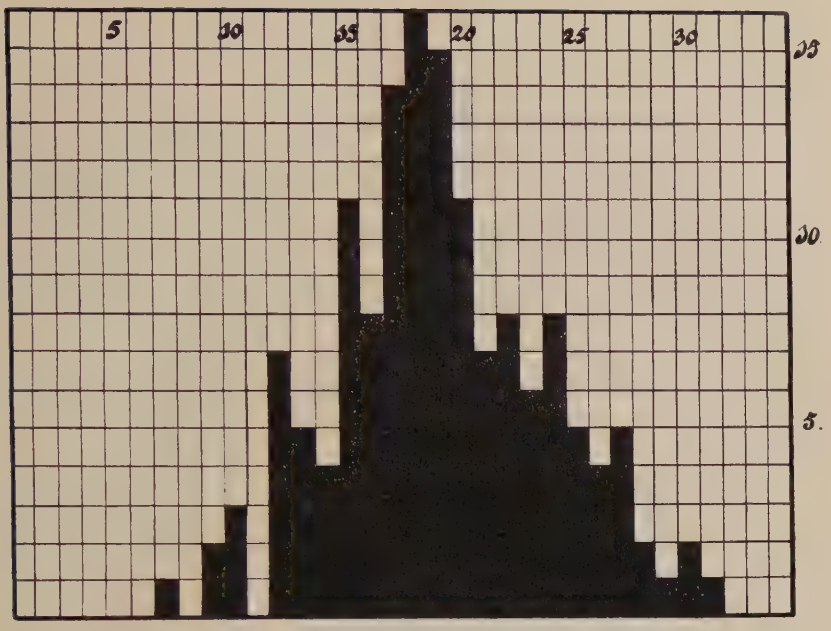
In fig. 1 kan men duidelijk het optreden van één, twee of drie *groepen* broedsels bemerken (op 45-50 dagen afstand van elkaar). De legperioden van een meezensoort (indien geen stoornissen optreden), is dus niet over zijn geheele tijdsverloop min of meer gelijkmatig met broedsels voorzien; integendeel treden groepen broedsels op, 45—50 dagen van elkaar verwijderd, welke de tijd voorstelt, benoodigd voor het leggen en uitbroeden der eieren en opvoeden der jongen.

Fig. 2 toont aan de hand van wat meer gegevens, het aankomen van een groep eerste broedsels bij de Koolmees (Parus major). Dit geval is leerzaam, omdat de omstandigheden gedurende het verloop bijzonder constant waren.

De temperatuur schommelde n.l. tusschen nauwe grenzen: 9.2° C. minimaal en 14.3° C. maximaal (gemiddelde dagtemp. Wageningen [1]). Als de temperatuur veel sterker varieert kan soms een heel ander verloop optreden, zooals b.v. fig. 5 toont, waarop nog nader is terug te komen.

In het voorbeeld, dat fig. 2 weergeeft, bemerken wij een vrij typisch verloop: een toenemende aanzwelling tot een culminatie-

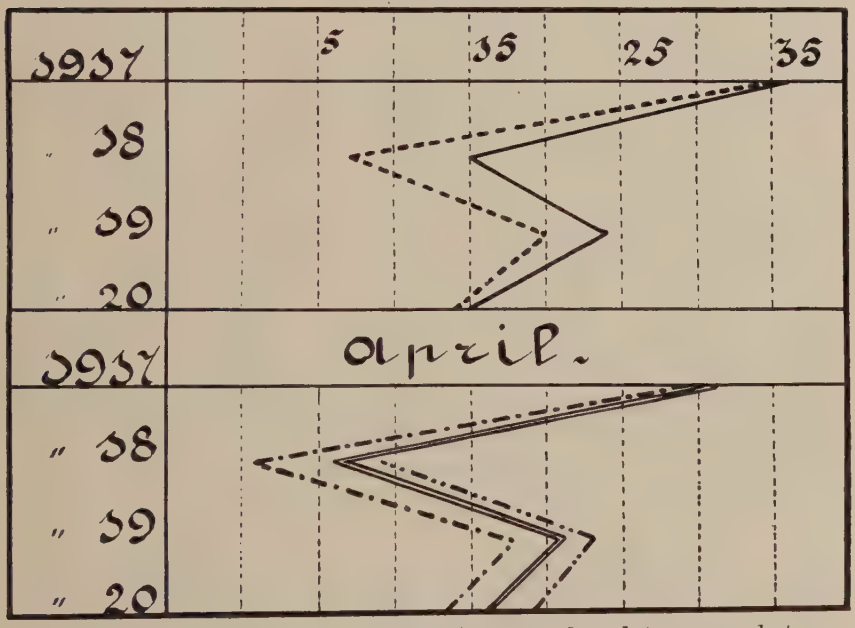
[1]) Natuurk. Laborat. der Landbouwhoogeschool.



Aankomen van de eerste broedsels Koolmeezen in 1920 onder weinig varieerende temperatuursomstandigheden.

(Appearauce of 1st broods P. major under influence of slightly varying temperature; 1920).

FIG. 3



Parus coeruleus

P. major

P. ater.

P. communis

P. salicarius

Beweging van den datum van het eerste ei op Noord-Houderinge.

(Commensing laying-date-curves).

punt, gevolgd door een dergelijke daling [1]). Berekenen wij de Variatiecoëfficient als $V = \frac{100\ \varepsilon}{\bar{x}}$ (waarin ε de standaardafwijking en $\bar{x}$ het arithmetisch gemiddelde voorstelt), dan vinden wij daarvoor zelfs V = 33⅓ %, welke waarde practisch gelijk is aan die, welke een zuiver theoretische toevalligheidscurve gegeven zou hebben.

Volledigheidshalve zij hierbij opgemerkt, dat het aantal tweede broedsels steeds kleiner is, dan het aantal eerste broedsels en dat de derde broedsels opnieuw geringer in aantal zijn, zooals fig. 1 dat b.v. ook toont.

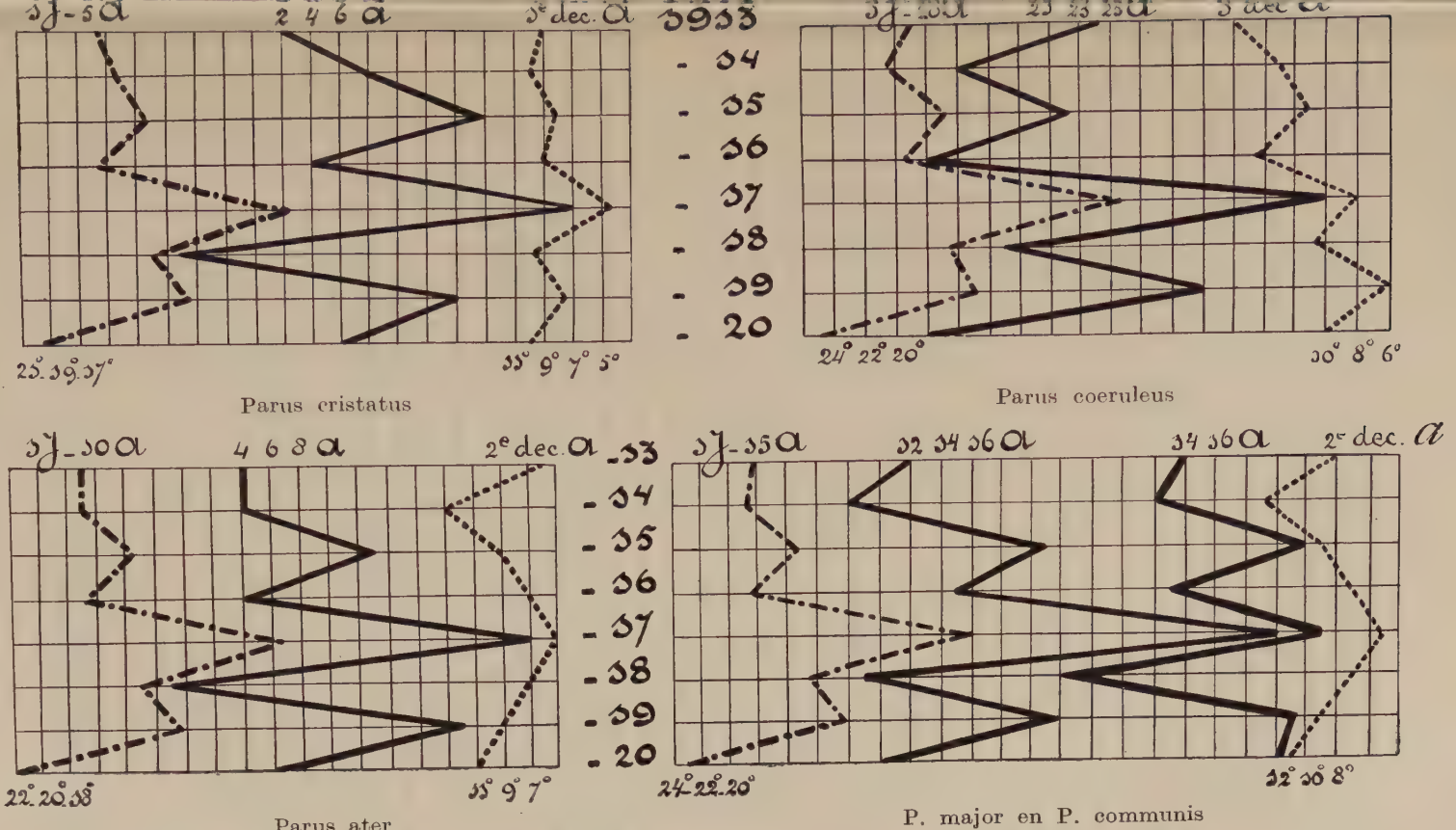
Om de factoren te leeren kennen, die invloed hebben op den aanvangsdatum der broedperioden, vergelijken wij allereerst die aanvangsdata in de opvolgende jaren met elkaar. Bekijkt men hiervoor als voorbeeld fig. 3. waarin de schommeling van de eerste ei-data op „N.-Houderinge" voor eenige kort na elkaar beginnende meezensoorten, aangegeven is, dan vallen twee dingen direct op. Allereerst dat de aanvangstijden in de opvolgende jaren sterk uiteenloopen, maar daarnaast vertoont zich direct een groote vastheid, wat betreft de onderlinge verschillen tusschen den aanvang der soorten. Meezensoorten, die 't ééne jaar slechts *enkele dagen* verschillen, komen de volgende jaren in vrijwel dezelfde regelmaat na elkaar. De wederzijdsche schommelingen gaan aldus bijzonder gelijkmatig met elkaar op en neer, zoodat wij aan een of meer gemeenschappelijke factoren denken, die dit aanvangen met leggen bij de verschillende soorten beheerschen. Het ligt zeer voor de hand hier aan de wisselvalligheden van het klimaat te denken.

Omdat de temperatuur (als zijnde in 't minimum) den gang van de levensprocessen in het voorjaar voor een belangrijk deel beheerscht, wil ik het verloop der eerste eidata met de temperatuurschommelingen gaan vergelijken. Om te zien of de temperatuur meer direct werkt op de eierproductie, dan wel dat ook de temperaturen in de voorafgaande maanden hun invloed op dit proces doen gelden, willen wij die schommelingen met twee waarden vergelijken. Daartoe gebruiken wij

1e. de *directe temperatuur*, waaronder verstaan zal worden

---

[1]) Zie ook afl. 11, jaargang 23 „De Levende Natuur": „Vergelijkende gegevens der Nestkastproeven" (7). Reeds toen met het geringer aantal gegevens merkte ik op: „We zien, dat zoo de broedperiode eenmaal aanvangt, spoedig bijna ook alle individuen beginnen en weldra een culminatiepunt, een top bereikt wordt." Betreffende de toppen werd nog gezegd: „blijkt er een nauw verband te bestaan tusschen de begindata der soorten en de culminatiepunten."


Parus cristatus
Parus coeruleus
Parus ater
P. major en P. communis
VERKLARING:
Beweging eerste eidatum. (Commensing laying-date curve).
„ temperatuursom (Celc.) (Tempurature-total curve).
„ directe temperatuur. (direct-temperature curve).

de temperatuur, die heerschte in de decade, waarin de gemiddelde begindag der soort valt;

2e. *temperatuursommen*, gerekend vanaf 1 Jan. tot den gemiddelden datum, waarop met leggen een aanvang werd gemaakt. [1]) Uit de grafiek van fig. 4 betrekking hebbende op de proeven van O. N. Oord, treedt naar voren, dat de gebezigde temperatuur*sommen* beter de zin van de schommelingen der eerste eidata volgen, dan de directe temperaturen.

Trachten wij ons thans vast een algemeene voorstelling van het legproces te vormen naar aanleiding van deze uitkomst. Dat een bepaalde hooge temperatuur *direct* tot een eierontwikkeling aanleiding zou geven was à priori reeds niet zoo erg waarschijnlijk, gezien de constante temperatuur van het vogellichaam onder *ongelijke* temperatuursomstandigheden. Daartegenover peilt de temperatuursom (hoewel gebrekkig!) eenigszins de vroegere of latere ontwikkeling der gewassen en van de daarop levende insecten en dus ook in zeker opzicht het vroeger of later ter beschikking komen van meerdere energie voor den vogel. Als gevolg van het beter op- en neergaan der eerste eidata met laatstgenoemd verschijnsel, krijgen wij een aanwijzing, dat het leggen afhankelijk is van het beschikbaar komen van een zekere hoeveelheid energie, welke niet voor meer primaire levensverschijnselen (als beweging en lichaamstemperatuur) benoodigd is. Wij zullen uit het verdere feitemnateriaal telkens weder tot deze opvatting geleid worden. Daarbij zal het dan eenige voordeelen bieden (o.a. eenvoudigheidshalve) te spreken over het bereiken en overschrijden van den *legdrempel* op het oogenblik, dat genoeg energie aan den vogel ter beschikking komt, om hiervan voor de eierproductie beschikbaar te gaan stellen.

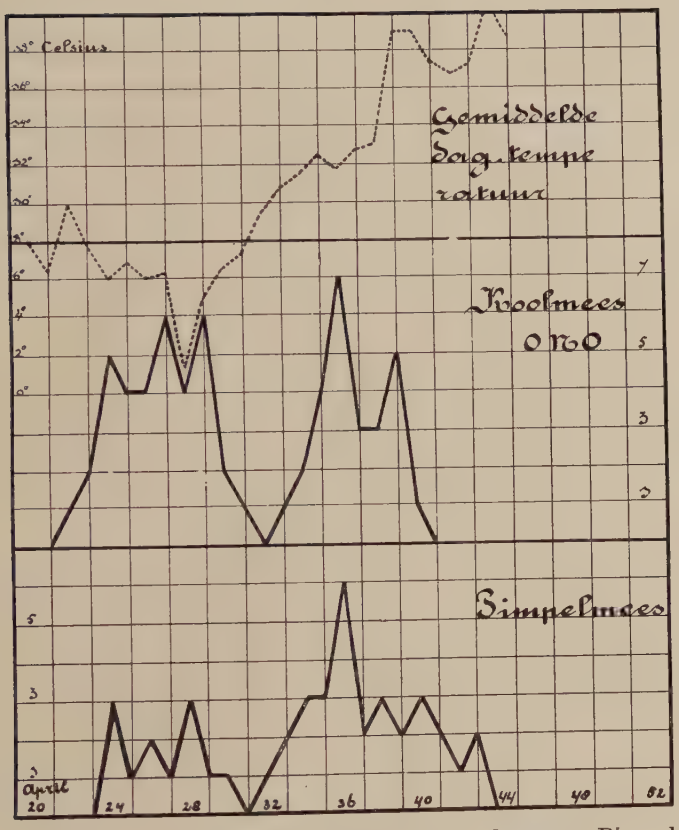
Wanneer wij een gelijkmatig zachte lente hebben als in 1920, is een dergelijk regelmatig verloop als in fig. 2 weergegeven, verklaarbaar. Dat de verschillende exemplaren niet tegelijk den legdrempel overschrijden, maar eenigszins volgens zoo'n normale verdeeling, wijst er op, dat de individuen door ongelijke uitwendige, zoowel als door inwendige omstandigheden (b.v. respectievelijk gesteldheid van het domicilie en bouw van het lichaam) niet alle in dezelfde conditie verkeeren. En wel zóó, dat de gemiddeld gunstige conditie overheerscht en uitersten minder voorkomen.

Tot het aannemen van dergelijke drempelomstandigheden

---

[1]) Samengesteld volgens opgaven van het Koninklijk Ned. Meteorologisch Instituut te De Bilt.

1919 FIG. 5



Aankomen van eerste broedsels bij Koolmees en Pimpel in 1919 met de gemiddelde dagtemperatuur.

(Appearance of the 1st broods of P. major and P. coeruleus in 1919 and mean daily temperature).

bij het legproces van den vogel worden wij b.v. ook gebracht door een interessante uitkomst der proeven in 1919.

Toen daalde n.l. midden in de legperiode van Kool- en Pimpelmees (eind April) de temperatuur in Nederland tot bij het vriespunt en viel een hoeveelheid sneeuw, die een tijd lang bosch en veld bedekte. In fig. 5 zien wij nu hoe deze soorten met hun eierleggen daarop reageerden. Er ontstaat een geheel ander verloop, dan onder vrij gelijkblijvende omstandigheden. In plaats van een top, krijgen wij in het midden een inzinking tot op nul! *M.a.w. een aantal vogelindividuen, die bij gelijkblijvende zachte weersomstandigheden den legdrempel zou hebben overschreden, bereikte dit staduim niet alvorens de omstandigheden weer gunstiger waren.* Doch niet slechts dit. *Bovendien hielden nog een aantal dieren, die reeds aan het leggen waren tijdelijk hiermede op,* [1]) en gingen eerst bij terugkeer der betere omstandigheden weer door met leggen. [2])

Dit verschijnsel, dat gedurende de sneeuwperiode een paar dagen met leggen werd overgeslagen, constateerden geheel onafhankelijk van elkaar: G. Wolda op O. N. O., C. Groot te Schellinkhout en schrijver dezes op „N.-Houderinge". [3]) Het bleek bij het vergelijken der resultaten, dat het ieder als iets zeer bijzonders was opgevallen. [1])

Deze feiten strooken met de voorstelling, die wij ons van een dergelijken drempel konden maken: individuen, die dezen onder normale omstandigheden zouden hebben bereikt, konden dien legdrempel nu niet overschrijden; anderen, die hem net bereikt hadden, daalden er weer onder, waarschijnlijk doordat de energie voor de meer primaire levensfuncties werd opgeëischt.

Dat het niet zoozeer de temperatuur hoeft te wezen, als juist de energie, daarop kan een ander feit nog duiden. In den nacht van 10 op 11 Mei 1920 heerschte op „N.-Houderinge" een zoodanige nachtvorst, dat veel eiken en beukenloof geheel afvroor en de beuken half kaal den zomer doorbrachten (de eiken her-

[1]) In normale gevallen leggen deze vogels 1 ei per dag, todat het broedsel volledig is.

[2]) Wij hebben hier door extreme uitwendige omstandigheden een voorbeeld, dat ook direct een invloed op't eierleggen mogelijk is. Onze voorstelling van legdrempel en beschikbaar komen van energie later in 't voorjaar blijkt dezen directen invloed met het samengaan van beweging van eerste eidata en temperatuursom te kunnen vereenigen.

[3]) B.v. op „Noord-Houderinge":

Koolmees, nr. 89:

25 April	2 eieren	Tusschen 25 April en 3 Mei 2 dagen overgeslagen.	
3 Mei	8 „		
10 Mei	11 „		
17 Mei	11 „		

nr. 162:

25 April	3 eieren	Tusschen 25 April en 3 Mei 6 dagen overgeslagen.	
3 Mei	8 „		
10 Mei	12 „		
17 Mei	12 „		

stelden zich; de beuken niet). Zelfs het jonge lot der sparren vroor op vele plaatsen geheel af. Een Koolmees nu, die zijn domicilie middenin een ± 5—10 H.A. groot terrein van zuiver hakhout had, zag zich hierdoor in zijn voedselverzameling plotseling gestoord. De vogel was juist aan 't leggen, maar hield hiermede een aantal dagen (*minstens* 4) op, zette het leggen voort toen de natuur zich eenigermate hersteld had en ging tenslotte op 10 eieren broeden. De jongen vlogen goed uit! Ziehier de gegevens:

No. 218 8 Mei nestmateriaal
13 Mei 1 ei, koolmees
21 Mei 5 eieren, koolmees
4 Juni koolmees broedt op 10 eieren
19 Juni 8 jongen; 3 Juli goed uit.

Deze waarneming wijst er opnieuw op, hoe voedselgebrek gedurende de legperiode stagnatie in de eierprodutie schijnt te veroorzaken.

Wat die beschikbaarstelling van energie voor het leggen betreft, hiervoor kunnen zoowel in- als uitwendige factoren in aanmerking komen. In verband met de uitwendige factoren, zal hierbij het beschikbaar komen van voedsel in vele gevallen mogelijk een groote rol spelen. Nu is het wel opmerkelijk, dat de soorten, die uit de lucht en van de groene bladen voeren (en dus alle *laat* meerdere energie beschikbaar krijgen) *alle later* met leggen beginnen dan de soorten, wier voedselbronnen zich reeds eerder ontwikkelen (b.v. de vogels, die zich uit den grond en uit het naaldhout voeden!) Deze wetmatigheid is zeer scherp [1]) en met getallen reeds aangetoond in „Ornithologische Studies" (**10**) toont ons aldus met de gebezigde voorstellingen overeenstemmende feiten.

Hadden wij het tot nu toe voornamelijk over het *begin* van de legperiode, thans zullen wij eenige typische verschijnselen nagaan, die zich in den verderen loop ervan voordoen. Allereerst beschreven wij daarvoor de koolmees, omdat deze het grootste aantal gegevens levert.

Ziehier deze getabeleerd voor „N-Houderinge" (op O. N. Oord was nooit *speciaal* op de in de 2e. en 3e. kolom volgende woorden gelet.)

---

[1]) Zie o.a. in „De Levende Natuur": „Het Broeden" in afl. 6, jaargang 24. (Oct. 1919) (**6**).

TABEL 1.

NESTKASTPRORVEN OP „N.-HOUDERINGE".

KOOLMEES (Parus major)	Aantal 2e broedsels / totaal aantal × 100	Afwijking van berekend (theoretisch) gemiddelde (vroegheidsgetal)	Aantal kasten, waar sterfte voorkwam in procenten.	Lengte der legperioden in dagen.
1917	30 (20)[1])	+13½ (+24)	12	76
1918	47[2]) (64)	+33 (+33)	4	82
1919	12 (115)	+1½ (—5)	8	71
1920	10 (92)	—48 (—34)	26	64

Kolom 2 geeft het aantal tweede broedsels in procenten van het totale aantal. Zoo zien wij in 1918 te Bilthoven, dat 47 % van het totaal aantal broedsels, 2e broedsels waren. Een hooger percentage is wel niet mogelijk, wanneer wij bedenken, dat onder het totaal niet slechts eerste en tweede broedsels vallen, doch ook z.g. vervolgbroedsels. M.a.w. de resteerende 53 % zijn niet alle 1e broedsels!

Kolom 5 geeft de lengten der broedperioden, gerekend vanaf den eersten dag, dat een broedsel begonnen werd, tot en met den laatsten dag, dat er een begonnen werd.

Kolom 4 verdient nadere toelichting. Het komt voor, dat in een nest de jongen aanvankelijk goed opgroeien, maar dat op 't laatst nog eenige sterven en dood in het nest achterblijven. Het gezicht van 12 vrij groote vogels in een klein nestkastje leidt er den eersten tijd toe, om als oorzaak het elkaar doodddrukken aan te nemen en aan dit verschijnsel zoo geen speciale beteekenis te hechten. In de loop der jaren, bleek al gauw, dat de oorzaak een andere moest wezen. In een jaar als 1918 waarin het aantal vogels per broedsel n.l. grooter dan eenig ander jaar was, stierven juist vrijwel geen jongen (in slechts één nest 2 dooden achtergebleven). Terwijl daartegenover in 1920 bij een geringer aantal jongen per broedsel juist bijzonder veel dooden achterbleven. Om de oorzaak hiervan te vinden, was 't allereerst noodig de mate van sterfte in een getal uit te drukken. Dit getal, een maat dus voor de sterfte der jonge vogels, werd berekend als het percentage kastjes, waarin dooden werden aangetroffen, nadat een deel der jongen goed uitgevlogen was. Uitdrukkelijk zij hierbij opgemerkt, dat de eigenlijke verschillen

[1]) De tusschen haakjes geplaatste cijfers hebben betrekking op het *aantal* broedsels.

[2]) Bovendien het eenige jaar, dat een *3e* broedsel werd geconstateerd.

nog belangrijk grooter zijn, dan uit de opgegeven getallen te voorschijn treedt. In de jaren, dat dat sterftegetal groot was, stierven n.l. ook veel meer jongen *per broedsel* (zoo in 1920 o.a. 3 broedsels *volledig* gestorven), e.o.

Kolom 3 eischt ook toelichting. In fig. 3 zagen wij, dat de schommelingen der eerste ei-data goed op en neer gaan met de erbij behoorende temperatuursommen. Maar twee jaren met dezelfde temperatuursom geven nog niet precies denzelfden len eidatum.

Soms is de eerste eidatum vroeger, soms later dan de temperatuursom zou doen verwachten; of anders gezegd: soms is deze datum in aanmerking genomen de temperatuursom (relatief) vroeg, soms (relatief) laat. Deze afwijking (van de theoretische berekende aanvangsdatum, aangenomen 't volkomen paralel loopen van temperatuursommen en eerste eidata) heb ik in een getal trachten uit te drukken, waarbij een positief getal *relatieve vroegheid*, een negatieve waarde *relatieve laatheid* moet demonstreeren. De getallen tusschen haakjes slaan op de waarden voor O. N. Oord, eveneens berekend, omdat de getallen voor Bilthoven uit weinig jaren berekend werden. [1]) De getallen van

[1]) Hoe deze getallen berekend zijn willen wij met eenvoorbeeld: de Koolmees op „O. N. Oord" toelichten. Uit de gegevens in kolom 2 berekenen wij de gemiddelde *temp.-som* waarbij met broeden werd aangevangen, uit kolom 4 den gemiddelden *datum* waarop dit gebeurde. Uit kolom 3 leeren wij de opeenvolgende verschillen in temp.-som kennen, totaal $46\frac{1}{3}°$, welke samen gaan met verschillen in aanvangsdatum tot een totaal van 100 dagen (kolom 5). Hieruit blijkt, dat een verschil van 1° C. in temp.-som zoo met een gemiddelde verschuiving in den eersten eidatum van $\frac{100}{46\frac{1}{3}} = 2.2$ dagen overeenkomt.

	Temp.-som (1 Jan.—15 April)	Verschil	1e eidatum	Verschil
1913	18		12 April	
		$\frac{2}{3}$		4
1914	$18\frac{2}{3}$		8 „	
		$3\frac{2}{3}$		13
1915	15		21 „	
		$3\frac{2}{3}$		6
1916	$18\frac{2}{3}$		15 „	
		15		21
1917	$3\frac{2}{3}$		6 Mei	
		11		29
1918	$14\frac{2}{3}$		9 April	
		2		15
1919	$12\frac{2}{3}$		22 „	
		$10\frac{1}{3}$		12
1920	23		10 „	
	gemiddeld	som	gemiddeld	som
	15.5	$46\frac{1}{3}$	$16\frac{1}{2}$ April	100

beide terreinen stemmen practisch voldoende overeen. We kunnen er uit opmaken, dat in 1918 de Koolmees zeer vroeg was, in 1920 zeer laat; in 1917 misschien wat te vroeg, in 1919 vrijwel normaal.

Bij vergelijking van de verschillende jaren, treedt er een opvallende regelmaat voor den dag. Vestigt men daarvoor zijn aandacht allereerst op de jaren met uiterste waarden 1918 en 1920. · *Lange legperioden gaan samen met een groote relatieve vroegheid, met een groot percentage tweede broedsels en met een geringe sterfte der jongen, e.o.*

Beschouwen wij deze waarden ook nog bij eenige andere soorten. (Zie tabel 2 pag. 16.)

Ook hier zien wij deze verschijnsels op dezelfde wijze op en neer gaan. *Relatief vroeg beginnen gaat samen met een veel langere broedperiode dan normaal, zóó dat ook laat geeindigd wordt.* Hiermede krijgen wij dus een onverwacht verband te zien tusschen aanvang en eind der broedperiode. In hoofdstuk IV zullen wij bemerken, dat hetzelfde verschijnsel bij eenige hoendersoorten is geconstateerd.

Voor de eigenaardige samengang dezer verschijnsels is door één aanname een verklaring te geven. Relatief vroeg beginnen wil zeggen een eerder bereiken van den legdrempel, dan uit vergelijkingen tusschen de opvolgende jaren theoretisch berekend werd. Stellen wij ons nu voor twee gelijke voorjaren, waarin de ontwikkeling der insecten gelijkelijk plaats vindt en de energie in dezelfde mate meer en meer beschikbaar komt,

---

Hieruit is het nu mogelijk een theorethischen datum te vinden, door n.l. de afwijking in graden Celsius ten opzichte van 15.5 °C. te bepalen. Deze afwijking te vermenigvuldigen met de per 1 °C. overeenkomende 2.2 dagen en dit op te tellen bij (of af te trekken van) 16½ April. We vinden dan:

	Theoretische (berekende) datum.	Afwijking van den werkelijken datum	Vroegheids-getal.
1917	13 Mei	+ 7	+ 24
1918	18½ April	+ 9½	+ 33
1919	20½ April	— 1½	— 5
1920	31 Maart	— 10	— 34

Het vroegheidsgetal (laatste kolom) voor een bepaald jaar (en een bepaalde soort), dat een relatieve waarde behoort te wezen, wordt nu berekend door de gevonden afwijking te deelen door het aantal dagen dat gelegen is tusschen de uiterste geconstateerde 1e eidata (*6 Mei* 1917 en *8 April* 1914, dus hier 29 dagen) en deze breuk te vermenigvuldigen met 100.

Tabel 2.

NESTKASTPROEVEN OP „N-HOUDERINGE."

Kuifmees (Parus cristatus)	Vroegheids-getal	$\frac{\text{Aantal 2e broedsels}}{\text{totaal aantal}} \times 100$	Lengte legperiode
1917	+ 6½	20	44
1918	+ 28	44½	70
1919	0	0	26
1920	— 34½	0	36
Zwarte Mees (P. ater)			
1917	+ 13½	33	47
1918	+ 40	43 [1])	93
1919	+ 3	20	51
1920	— 56½	0	27
Glanskopmees (P. palustris)			
1917	+ 13½	0	5
1918	+ 33	40 [2])	72
1919	+ 1½	0	11
1920	— 48	0	4

dan zou die legdrempel beide jaren op denzelfden tijd bereikt worden. Nemen wij daarnaast echter nogmaals twee gelijke voorjaren, jaren, *alleen de hoeveelheid insecten op-zich-zelf* (onafhankelijk van de ontwikkeling in het voorjaar) is in het ééne jaar *grooter dan in 't andere*, dan zal in dat eerste jaar dien legdrempel eerder worden bereikt. Het vroegheidsgetal zou zoo kunnen zijn: *een afspiegeling van den betrekkelijken voedseltoestand*. Is deze laatste zeer gunstig, dan valt het ook te begrijpen, hoe de vogelsoort, die van die insecten leeft er in zijn geheel beter voorstaat. Dus ook, waarom zij dan het leggen langer kan voortzetten (d.w.z. eerst later in den tijd onder den legdrempel treedt) en zoodoende een grooter percentage tweede broedsels gemaakt wordt. Maar evenzoo wordt de grootere sterfte bij de jongen tegelijk met relatieve laatheid, dat zou zijn een slechten voedseltoestand, dan verklaarbaar e.o. Bij dergelijke ongunstige omstandigheden zijn de ouders niet in staat op het laatst al de jongen groot te brengen. Dit komt nu bovendien volkomen overeen

[1]) Bovendien dat jaar een 3e broedsel, 't eenige ooit bij de Zwarte mees geconstateerd.

[2]) De eenige maal, dat van de Glanskop 2e broedsels geconstateerd werden.

met wat wij aan het eind der legperiode dikwijls waarnemen. Namelijk, dat de broedsels zeer spoedig verlaten worden en de vogel met moeite zijn enkele jongen groot brengt. Zoo sterven de jongen van het eenige *derde* broedsel van de Zwarte mees, dat ooit geconstateerd werd („N.-Houdringe" 1918) reeds direct den tweeden dag. Hetzelfde bij het eenige tweede Pimpelbroedsel, dat er in 1920 op „N.-Houderinge" verscheen. Dikwijls kan de vogel zijn tweede broedsel niet eens blijven bebroeden en wordt het al heel spoedig in den steek gelaten. In 1920 bouwde nog één Kuifmees een *nest* voor 'n 2e broedsel, maar eieren kwamen er nooit in. Ook daalt het *aantal eieren per broedsel* aan het eind der broedperiode (zie Hoofdstuk III) sterk. Overal krijgen wij dus den indruk van een zekere afmatting aan het eind der broedperiode. De legperiode schijnt te eindigen uit gebrek aan energie.

Soms is er nog genoeg energie beschikbaar om een 2e legsel te produceeren, veelal ook nog om dat uit te broeden (de broedende vogel kan zichzelf niet van voedsel voorzien!), maar als het op opvoeden der jongen aankomt, schijnt de benoodigde energie veelal uitgeput, zóó dat dan vele of alle jongen uit honger omkomen.

Het is niet onaardig dit eens even te stellen tegenover het klakkelooze schermen met de doelmatigheid van „moeder natuur". Als de ontwikkeling der eieren plaats heeft, is er absoluut geen zekerheid, of de kiemen ooit tot volwassen dieren kunnen worden opgevoed. Deze ontwikkeling is zuivere causaliteit, zonder rekening te houden, of het doelmatig is of niet.

In verband hiermede is het interessant op de eigenaardige situatie van de *Glanskopmees* (Parus communis) te wijzen. Uitgezonderd in 1918 is bij deze soort de legperiode niet langer dan 3—10 dagen (meest ± 4—5 dagen); bij de andere meezensoorten gemiddeld 40—80. Dit toont ons de zeer ongunstige positie, waarin deze soort zich in ons land bevindt, hetgeen ons reeds de eerste jaren van de nestkastproeven opviel. Zooeven werd het eindigen van een legperiode beschreven, gekenmerkt door een energieloosheid van den vogel, die maakt, dat hij al spoedig nest, eieren of jongen verlaat. Deze toestand nu is *blijvend* bij den *Glanskopmees aanwezig*. Bij het minste of geringste laat deze zijn broedsel in den steek, zonder een nieuw te maken, wat andere soorten in het begin van de legperiode wèl doen.

De Glanskop bevindt zich zoo feitelijk blijvend in den toestand, waarin de andere soorten in de laatste 2 weken der legperiode verkeeren.

De armoedige positie, waarin deze soort zich bij ons bevindt,

blijkt ook ten duidelijkste uit de geringe vooruitgang, die door het aanbrengen van nestkasten wordt verkregen:

	„N.-Houderinge"		„O. N. Oord"	
	1e jaar	1920	1e jaar	1920
Koolmees	20	**92**	54	**52**
Gekr. Roodstaart ..	22	**63**	4	**85**
Pimpelmees.....	2	**15**	17	**12**
Kuifmees	5	**17**	10	**19**
Glanskopmees.....	4	**4**	2	**2**

Tenslotte willen wij nog een feit vermelden, dat dezelfde kwesties raakt. „N.-Houderinge" is in 't N.-Oosten met *puur naaldhout* (± 80 H.A.) bedekt, krijgt naar het Zuiden meer en meer loofbosch (± 60 H.A. gemengd bosch) en ten slotte nog ± 60 H.A. *zuiver* loof- en hakhout.

Nu traden in 1919 *de tweede broedsels van de koolmees slechts in 't pure naaldhout en in 't zuivere loofhout op;* in 't gemengde bosch kwam geen enkel 2e broedsel van een koolmees voor. Nu is 't een bekend verschijnsel, dat gemengd bosch in 't algemeen „gezonder" is, dan de eenzijdige boschcultures; de insectenhoeveelheden zijn er geringer: 't komt minder tot plagen. De algemeene voedseltoestand is er dus voor de meezensoorten minder gunstig, zoodat het hieruit verklaarbaar zou kunnen zijn, dat de broedperiode korter en het aantal 2e broedsels minder was, dan op meer eenzijdige terreinen.

III. OVER AANTAL EIEREN PER BROEDSEL BIJ SOMMIGE VOGELSOORTEN EN EENIGE VERSCHIJNSELEN, DIE ER MEDE VERBAND HOUDEN.

Beginnen wij met de gegevens bij de Gekr. Roodstaart:

TABEL 3.

GEKRAAGDE ROODSTAART (*Erithacus phoenicurus*).

Gemiddeld aantal eieren per broedsel en variatiecoëfficient.

		24 April—24 Mei			Na 24 Mei			Gem. eieraantal na 16 Juni
		Gem. eieraantal	Variatie coëfficiënt	Aantal broedsels	Gem. eieraantal	Variatie coëfficiënt	Aantal broedsels	
1917	O.N.O.	6.4 ± 0.1	10 %	28	4.6 ± 0.4	29 %	9	2.5
1918	N.H.	6.7 ± 0.3	12 %	8	4.4 ± 0.5	30 %	13	2.4
	O.N.O.	6.6 ± 0.1	9 %	29	5.0 ± 0.3	24 %	16	4.0
1919	N.H.	6.2 ± 0.2	10 %	36	5.5 ± 0.4	17 %	15	—
	O.N.O.	6.5 ± 0.1	11 %	32	5.2 ± 0.4	13 %	10	—
1920	N.H.	6.5 ± 0.2	12 %	26	5.8 ± 0.3	20 %	19	3.5
	O.N.O.	6.1 ± 0.1	10 %	36	4.8 ± 0.3	25 %	15	3.3

De eerste beschouwde periode is aldus gekozen, omdat er steeds de 1e broedsels in vielen. De rest is als 2e periode genomen. Indien nog broedsels in de 2e helft van Juni voorkwamen, is ook hier nog eens apart 't aantal eieren van opgegeven.

Voorts is voor de eerste en tweede periode berekend de z.g. Variatiecoëfficient volgens PEARSON $V = \frac{100\ \varepsilon,}{\bar{x}}$ waarin ε en $\bar{x}$ respectievelijk de middelbare fout en het arithmetisch gemiddelde van de beschouwde waarnemingsreeks voorstellen.

De vraag of de waarschijnlijkheidsrekening toegepast mag worden op biologische problemen wordt nog steeds verschillend beantwoord. De groote meerderheid werkt er echter mede. Zoo wordt zij bij de beoordeeling van proefveldresultaten geregeld gebruikt (o.a. door Dr. GEERTS en QUINTUS bij de Suikercultuur en door MAAS bij de Rubber). Een vraag is hierbij nog uit hoeveel waarnemingen een middelbare fout berekend mag worden. Er is veel geschrijf geweest, of daartoe 12 of 6

contrôleveldjes noodig waren. Men stelt zich thans meestal tevreden met 8 [1]). Op deze wijze zijn succesvolle resultaten bereikt, zoodat wij hierin ons op hetzelfde standpunt plaatsen, d.w.z. dat wij de waarschijnlijkheidsleer toepassen bij 8 of meer waarnemingen en bij minder waarnemingen het berekenen van middelbare fout en variatiecoëfficient achterwege laten.

Eenige wetmatigheden vallen ons uit de getabeleerde resultaten op:

1. *Een met voldoende zekerheid te constateeren afnemen van het eieraantal, naarmate we later in de legperiode komen.*

Hierbij is nog op te merken, dat de verschillen tusschen de gemiddelde eieraantallen uit beide perioden, meestal grooter zijn, dan 3 maal de middelbare fouten dier verschillen, dus dat deze met voldoende zekerheid geconstateerd zijn. De derde periode is gekenmerkt door een bijzonder gering aantal eieren, dikwijls maar 2 of 3, die dan vaak in den steek werden gelaten. Ook hier bemerken wij het afnemend productievermogen bij het op 't einde loopen der broedperiode.

2. Daartegenover constateeren wij *een sterk stijgen van de variatiecoëfficient in den loop van deze periode*. Dit is een eigenaardige wetmatigheid, welke ook aldus te formuleeren is: *met afnemend eieraantal stijgt de variabiliteit* (relatief), *e. o.* Letten wij n.l. nog eens op de waarden in de 2e periode, dan valt het op, dat bij gemiddelde eieraantallen *boven* 5, juist weer de *kleinste* variatiecoëfficienten behooren. Wij zullen dit verschijnsel in 't vervolg telkens weer tegenkomen. Het zal dus wel geen toeval wezen.

3. Bij vergelijking van de gemiddelde eieraantallen in de opvolgende jaren, bemerken wij slechts geringe verschillen. Slechts tusschen 1918 en 1920 op O.N.O. is een zeker verschil te constateeren, in dien zin, dat in 1920 de eierproductie gemiddeld geringer was dan in 1918. En wel $6.6 - 6.1 = 0.5$ eieren minder, terwijl de middelbare fout van het verschil bedraagt $\sqrt{\varepsilon_1^2 + \varepsilon_2^2} = \sqrt{0.1^2 + 0.1^2} = 0.14$. Het verschil blijft dus boven $3 \times$ de middelbare fout van dat verschil en is dus vrijwel zeker.

We willen dezelfde verschijnselen ook bij de meezensoorten nagaan. Voor de Koolmees staat ons een voldoend aantal gegevens ter beschikking, om middelbare fout en variatiecoëfficient te berekenen. Voor de overige soorten laten wij dit na, geven de gemiddelde eieraantallen volledigheidshalve, en omdat ze (duidende in dezelfde richting) elkaar dan toch steunen.

1) Zie o.a. „Suikerarchief" 1914: Publicaties van Dr. Geerts en Quintus.

TABEL 4.

KOOLMEES Parus major.		1e periode [1]			2e periode		
		gemiddeld aantal eieren	Variatie coëfficiënt	Aantal broed-sels	gemiddeld aantal eieren	Variatie coëfficiënt	Aantal broed-sels
1917	O.N.O.	9.8 ± 0.4	11 %	12	6.4 ± 0.7	29 %	9
1918	N.H.	11.4 ± 0.3	11 %	28	9.7 ± 0.7	22 %	8
	O.N.O.	10.2 ± 0.4	13 %	16	7.8 ± 0.5	22 %	11
1919	N.H.	10.0 ± 0.3	13 %	72	6.9 ± 0.5	25 %	15
	O.N.O.	9.0 ± 0.3	17 %	31	6.3 ± 0.5	22 %	8
1920	N.H.	10.8 ± 0.3	11 %	47	6.7 ± 0.5	25 %	12
	O.N.O.	10.0 ± 0.5	19 %	15	6.5 ± 0.9	40 %	9

TABEL 5.

		1917		1918		1919		1920	
		I	II	I	II	I	II	I	II
KUIFMEES (P. cristatus)	N.H.	—	—	7.9	5.1	7.3	5	7.3	—
	O.N.O.	—	—	8.5	7	7.2	5	7.6	6
PIMPELMEES (P. coeruleus)	N.H.	—	—	—	7.5	9.4	5.5	11	7
	O.N.O.	—	—	10.7	—	9.5	—	10.3	—
ZWARTE MEES (P. ater)	N.H.	8.5	6	—	—	8.5	8	9.3	—
	O.N.O.	—	—	11	10.7	9.4	7	8	8

I en II zijn weder de perioden, waarin respectievelijk de 1e en 2e broedsels vallen.

Wij ontmoeten hier dezelfde wetmatigheden als bij het Gekr. Roodstaartje:

1. *Overal een duidelijk afnemen van het aantal eieren naarmate we later in den broedtijd komen.*

1) Evenals bij het Gekraagde Roodstaartje zijn de perioden zoodanig gekozen, dat in het eerste gedeelte de eerste broedsels vallen en in de 2e periode de rest.

Bij de Koolmees is dit in ieder geval met zekerheid te constateeren. Wij willen de daling van het eieraantal nog nauwkeuriger nagaan en daartoe de legperiode in meer tijdsvakken verdeelen. Hiervoor worden gebezigd de resultaten bij de Koolmees op „N.-Houderinge" in 1919 en 1920 en bij de Pimpelmees te Schellinkhout [1]) in dezelfde jaren; en wel deze, omdat zij uit 't grootste aantal gegevens afkomstig zijn.

TABEL 6.

Gemiddeld eieraantal.

	1e Legmaand		3e periode [2])	4e periode [3])
	1e helft	2e helft		
Koolmees 1919....	11.67	9.65	9.27	6.93
Koolmees 1920....	10.83	10.29	8.20	6.67
Pimpel 1920.....	12.25	10.67	8.67	6.80
Pimpel 1919.....	12.33		10.42	7.75

Duidelijk zien wij hier de geleidelijke, voortdurende afneming van het eieraantal in den loop van het legseizoen bij deze soorten naar voren komen. *Deze meezensoorten beginnen met een maximum eierproductie per broedsel, welke geleidelijk daalt in het verloop der legperiode.*

Het is natuurlijk niet onmogelijk, dat in de eerste helft van de eerste legmaand aan 't begin nog een kleine stijging van het gemiddelde eieraantal plaats heeft. Bij de ter beschikking staande gegevens was iets dergelijks echter niet te bespeuren.

Mogelijk is, dat het bij veel meer waarnemingen voor den dag zou treden, in ieder geval is die stijging dan toch niet van veel beteekenis.

2. *Ook de variatiecoëfficient zien wij weer heel sterk stijgen in den loop der legperiode. Daling van het gemiddelde eieraantal per broedsel gaat ook hier samen met een sterke stijging van de variabiliteit.*

Wij bemerken voorts tevens, dat bij vergelijking der verschillende jaren de hoogste eieraantallen samengaan met de laagste

[1]) Proeven van C. Groot.

[2]) Als derde periode werd gekozen: bij de Koolmees: de eerste heeft van de tweede legmaand; bij de Pimpel de geheele tweede legmaand.

[3]) De rest van de legperiode.

variatiecoëfficienten. Zie b.v. in de 2e periode N.-H. en O. N. O. 1918 (tabel 4).

Wij zien het tegen elkaar ingaan van de schommelingen in de variatiecoëfficient en in die van het gemiddeld eieraantal per broedsel goed uitkomen in fig. 6 betreffende deze waarden van de Koolmees op N.-Houderinge in 1920.

3. Beschouwen wij tenslotte weer het gemiddelde eieraantal in de opvolgende jaren. Bij de Gekraagde Roodstaart konden wij alleen tusschen 1918 en 1920 een duidelijk verschil constateeren, zóó dat 1918 het grootste aantal eieren per broedsel opleverde.

Ditzelfde vinden wij, — maar veel duidelijker — bij de meezensoorten terug. We merken n.l. telkens, dat in 1918 het gevonden gemiddelde eieraantal het grootst was. Vergelijken wij deze waarde voor de 1e broedsels van de Koolmees op N.-Houderinge in 1918 met 't opvolgend jaar, dan vinden wij een verschil van 1.4 ± 0.4 ei per broedsel en daar $1.4 < 3 \times 0.4$ is het een zeker geconstateerd verschil. Evenzoo staat het met het aantal eieren van het 2e broedsel, dat grooter is dan van elk ander jaar (b.v. ten opzichte van 1920 een verschil van 3.0 ± 0.9 eieren). Ook bij andere soorten zien wij, dat de hoogste eieraantallen steeds in 1918 vallen. En hoewel de verschillen (door het te geringe aantal gegevens) dààr niet matematisch zeker zijn, kunnen zij elkaar steunen, zoodat zij samen voor ons een aanwijzing worden. Ook bij 't geringe aantal gegevens van Glanskop (Paris communis) en Matkop (Parus salicarius) vinden wij op N.-Houderinge (O. N. Oord onbekend) respectievelijk van 1917—'20 voor gemiddeld eieraantal bij deze soorten: 8, **9**, $7\frac{1}{2}$, 7 en: onbekend, $\mathbf{9}\frac{1}{2}$, $7\frac{1}{2}$, 8. *In 1918 konden dus vele soorten waarschijnlk* (Koolmees en Gekr. Roodst. zeker) *een grooter aantal eieen per broedsel produceeren dan een der andere beschouwde jaren.*

1918 was het jaar van den vroegen broedaanvang, van de vele tweede broedsels, lange legperioden en weinige dooden, waaruit we kwamen tot het besluit *van een beteren voedseltoestand. Hierbij komt nu nog een grooter aantal eieren per broedsel in dat jaar.*

Hieraan willen wij nog toevoegen een ander verschijnsel. In 1919 begon C. Groot te Schellinkhout nestkastproeven. Vergelijken wij de verkregen resultaten met die van N.-Houderinge dan bemerken wij iets heel eigenaardigs. Is in het laatstgenoemde gebied de talrijkheid van de Koolmees 5 à 10 maal die van den Pimpel, te Schellinkhout is 't aantal Pimpels ongeveer even groot als dat van de Koolmeezen.

Het schijnt uit de menigvuldigheid van voorkomen, dat de

Pimpel, vergeleken bij de Koolmees, er veel gunstiger voorstaat te Schellinkhout, dan te Bilthoven. Dit willen wij nu aan den hand van de andere typische waarden toetsen. Uit fig. 7 blijkt, dat de Pimpel in 1920 te Schellinkhout een halve maand vroeger begon dan te Bilthoven. De Koolmees ving op beide plaatsen tegelijk aan en waar we nu dus ook hier de Pimpel ten opzichte van de Koolmees te Schellinkhout bevoordeeld vinden, zien wij ook naar de andere waarden: het aantal eieren per broedsel in beide gebieden.

We zullen daarvoor bekijken, hoe het gemiddeld aantal eieren van den Pimpel zich verhoudt tot dat van de Koolmees in beide gebieden (2e kolom) en deze waarden vergelijken met de verhouding van menigvuldigheid van voorkomen.

	1919		1920	
	Aantal broedsels Pp. / aantal broedsels Ko.	Gem. aantal eieren 1e legsel Pp. / dito van Ko.	Aantal broedsels Pp. / dito Ko.	Gem. aantal eieren 1e legsel Pp. / dito Ko.
Schellinkhout	0.62½	1.10	1.25	1.12½
Bilthoven	0.14	0.95	0.16	1.02

Wij zien hieruit, *dat de gunstiger conditie van den Pimpel ten opzichte van de Koolmees te Schellinkhout, ook in het aantal eieren per broedsel tot uitdrukking komt.*

Voorts is de Pimpel, die ten opzichte van de Koolmees in 1920 er beter voor scheen te staan, er ook in eieraantal, naar het lijkt, op vooruitgegaan.

En hier hebben wij een nieuwe aanwijzing, *dat gunstiger voedselomstandigheden het leggen van een grooter aantal eieren per broedsel met zich brengen.* Die gunstigere voedselomstandigheden werden afgeleid uit grootere percentages tweede broedsels, minder doode jongen, vroeg beginnen met leggen, enz.

Gaarne zouden wij deze resultaten van eenige holenbroeders vergelijken met dergelijke bij andere soorten. In 't algemeen is in deze richting weinig materiaal gepubliceerd. L. v. 't Sant verzamelde een belangrijk aantal gegevens **(5)** over eieraantal per broedsel van *Merel* (Turdus merula), *Zanglijster* (Turdus philomelos), *Groote lijster* (Turdus viscivoris), *Spreeuw* (Sturnus vulgaris), *Kneu* (Acanthis cannabina), *Huismusch* (Passer domestica), *Waterhoen* (Gallinula chloropus), *Witte Kwikstaart* (Motacilla alba) en *Veldleeuwerik* (Alauda arvensis) over 1915—'20. Voor deze soorten bemerken wij daaruit een iets ander

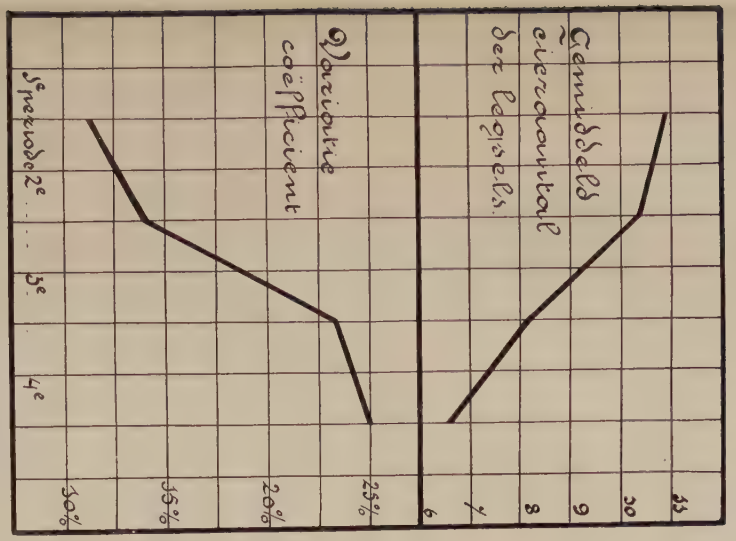


Fig. 6

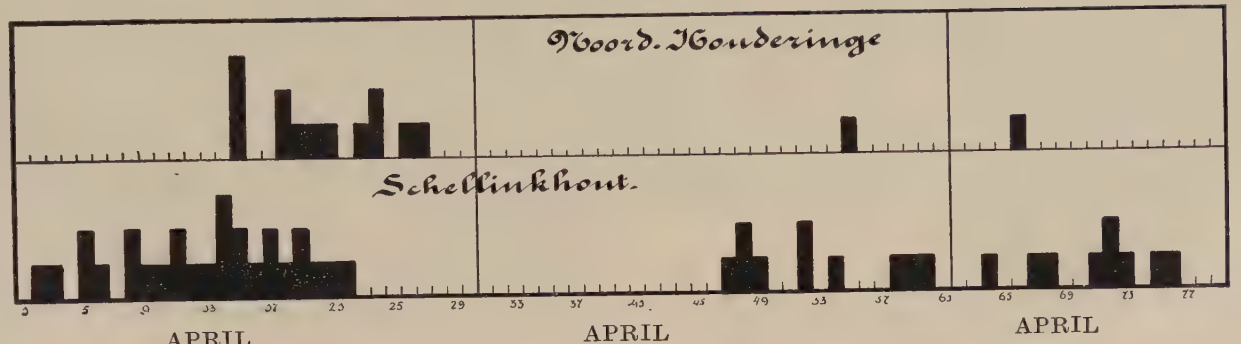
Parus major, Noord-Houderinge

Verloop van gemiddelde eierproductie per broedsel en variatiecoëfficient dier productie bij de Koolmees op „N.-Houderinge" in 1920.

(Course of mean eggnumbers and variationcoefficient of P. major, 1920, „N.-Houderinge".)

PIMPELMEES 1920

Fig. 7



Legperiode van de Pimpelmees in 1920 op N.-Houderinge en Schellinkhout.

verloop van de legperiode, dan bij de holenbroeders werd vastgesteld. In de eerste legmaanden *vertoont zich bij deze soorten eerst nog een stijging van het gemiddelde eieraantal per broedsel.* Bij Kneu, Merel en Zanglijster (ieder uit 125—300 waarnemingen) bevatten de *gemiddelden* over de waarnemingsjaren positieve reëele verschillen, ook de afzonderlijke jaren toonen deze veelal op dezelfde wijze. Wat de overige soorten aangaat zijn de verschillen wel duidelijk, echter is het aantal gegevens te gering om hier wiskundige zekerheid te geven.

Berekent men uit de gegevens [1]) van L. v. 't Sant b.v. voor den Merel weer de variatiecoëfficienten, dan vindt men (zie ook fig. 8):

	gemiddeld eieraantal	variatie-coëfficient
Maart	3.82	10.4 % [2])
April	4.18	11.6 %
Mei	4.66	8.1 %
Juni	4.61	10.8 %
Juli	3.82	15.7 %
Augustus	(4)	— [3])

Van Maart op April *schijnt* de variatiecoëfficient iets te stijgen. Dit verschil is echter misschien niet reëel. Men ziet, dat Maart weinig gegevens bevat en zoodoende is de fout, die aan de waarde voor de variatiecoëfficient van deze maand kleeft, groot. Overigens krijgen wij echter den indruk, dat ook hier *gemiddeld eieraantal per broedsel en de desbetreffende variatiecoëfficient zich tegen elkaar in bewegen.*

Dit laatste verschijnsel schijnt dus van wijdere strekkIng. Het wijst op het feit, dat als de eierproductie gering is, de omstandigheden, waaronder de vorming dier eieren plaats heeft meer uiteenloopen, dan bij hoogere eierproductie het geval is. De beteekenis van deze eigenaardige samengang ligt nog in het duister. Door vergelijking van dit resultaat met analoge verschijnselen bij de eierproductie van eenige onzer hoenderrassen, zullen wij echter trachten een beter inzicht in de onderhavige legkwesties te verkrijgen.

---

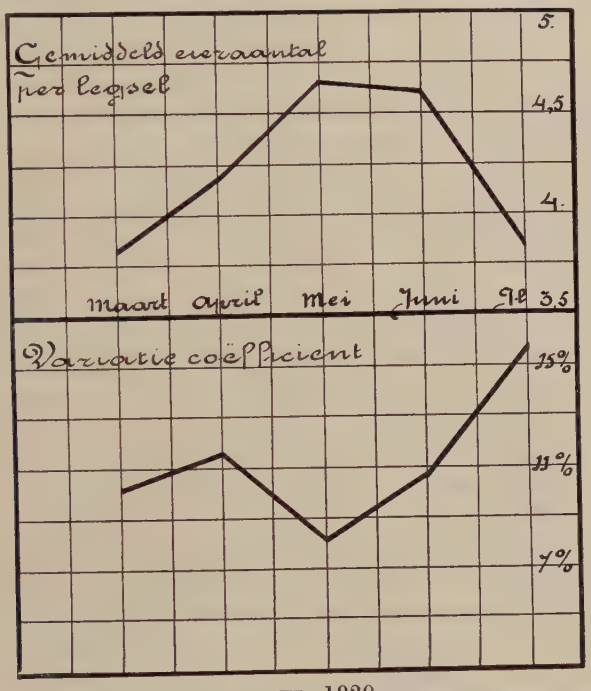
[1]) Deze gemiddelden hebben betrekking op de aanwezige gegevens op 1 Maart 1921. Doordat er jaarlijks nieuwe gegevens bijkomen, soms ook door waarnemers nog gegevens worden toegevoegd, veranderen deze uitkomsten in den loop der tijden soms een weinig.

[2]) Uit slechts 11 gegevens.

[3]) 1 waarneming.

IV. DE EIERPRODUCTIE VAN EENIGE HOENDERRASSEN, VERGELEKEN MET DIE DER BESCHOUWDE WILDE VOGELSOORTEN.

Bij de eierproductie der wilde vogels, hebben wij een feit gevonden, dat tevens een algemeen bekend verschijnsel bij de eierproductie van onze hoenders is. Wij constateerden bij de wilde vogels een grootere eierproductie tegelijk met andere omstandigheden, die wij aan betere voedselvoorwaarden hebben toegeschreven. Deze productie is nu ook bij de kippen



MEREL 1920

Fig. 8. Verloop der gemiddelde eieraantallen en variatiecoëfficiënten bij der Merel. (Course of mean eggnumbers and variationcoefficent of T. merula in different months).

— binnen bepaalde grenzen natuurlijk — afhankelijk van de calorische waarde van het voedsel.

In de tweede plaats heeft R. PEARL in een nauwkeurige en uitgebreide studie **(2, 3, 4)** een ander feit gevonden, dat volkomen analoog met het door ons opgemerkte is. Het bleek hem namelijk, dat de hoenderrassen, waarmede geëxperimenteerd werd, wat de eierproductie betreft een bepaalden algemeenen gang vertoonden (periodiciteit): een stijging in de productie van ongeveer November tot Maart of April, gevolgd door een

daling tot ongeveer in November, enz. Bepaalde hij bovendien de variatiecoëfficient voor de eierproductie in de verschillende maanden, dan bleek, *dat bij stijging van de gemiddelde eierproductie, de variatiecoëfficient* (als maat voor de variabiliteit) *daalde, e. o.* In fig. 9 uit het genoemde werk overgenomen, ziet men dit zeer duidelijk gedemonstreerd.

Deze overeenkomst met 't door ons gevondene is zoo groot en belangrijk, dat het noodzakelijk wordt deze kwestie nauwkeurig te beschouwen.

Allereerst dienen wij daarbij na te gaan, in hoeverre de eierproductie der kip vergeleken kan worden met het maken van broedsels door de wilde vogels.

Bij deze laatsten beschouwden wij: de gemiddelde eierproductie *per broedsel* in een zeker tijdsverloop en dan *alleen van de individuen, die een broedsel maakten.*

Bij de kip werd nagegaan: de gemiddelde eierproductie per maand (uitgedrukt in gewichtseenheden; zie fig. 9) voor *alle* individuen (dus ook zij, die *geen* ei in een maand legden, werden meegeteld!).

De cultuurkip laat men geen „broedsels" maken; beide nagegane grootheden zijn *maten voor de productiviteit* (en de variabiliteit daarin), maar *hetzelfde* kon niet beschouwd worden.

Door de volgende overwegingen meen ik nu echter aannemelijk te kunnen maken, dat zoo wij van de ééne op de andere maat overgingen de gang van zaken in hoofdtrekken dezelfde bleef en eerder een *betere* dan een slechtere overeenkomst zou optreden, dan thans het geval is.

Zooals opgemerkt werd, is door Pearl een grafiek vervaardigd van de gemiddelde maandelijksche opbrengsten, uitgedrukt in *gewichts*eenheden (fig. 9). Nu is door dezen onderzoeker die opbrengst ook in eier*aantallen* bepaald, waarbij bleek, dat 't jaarlijksche verloop hetzelfde bleef. Omdat echter slechts een grafiek van de gemiddelde *gewichts*opbrengsten in het genoemde werk voorkomt, die hier afgedrukt werd, was het noodig daarop te wijzen.

In zooverre blijft dus het resultaat bij kip en wilden vogel volkomen vergelijkbaar.

Wat nu het tweede verschil in methode betreft, meenen wij te kunnen beweren, dat de maat die voor de kip gebezigd werd, een beter beeld van de werkelijke productiviteit van de soort in den loop van het jaar geeft, dan dat, wat door ons bij de wilde vogels werd gebruikt.

Met een voorbeeld willen wij dit toelichten. Stellen wij eens het geval, dat in het begin van de legperiode van de Koolmees

gemiddeld 12 eieren per broedsel geproduceerd werden. Wij zagen *alle* aanwezige individuen aan het begin dier periode in een korte tijdsruimte met leggen aanvangen. Er worden dan b.v. per broedsel 12 eieren gelegd. De productiviteit van de soort is dan dus zeer groot.

Stel nu daartegenover, wij geraken aan het einde der legperiode en van *alle* aanwezige individuen (b.v. 100) maakt slechts één Koolmees een derde broedsel van 8 eieren! Het is duidelijk, dat nu de productiviteit van de soort geweldig veel geringer is geworden. Dit komt bij de gebezigde maat voor de kippen veel zuiverder tot uitdrukking dan bij de door ons gebruikte maat

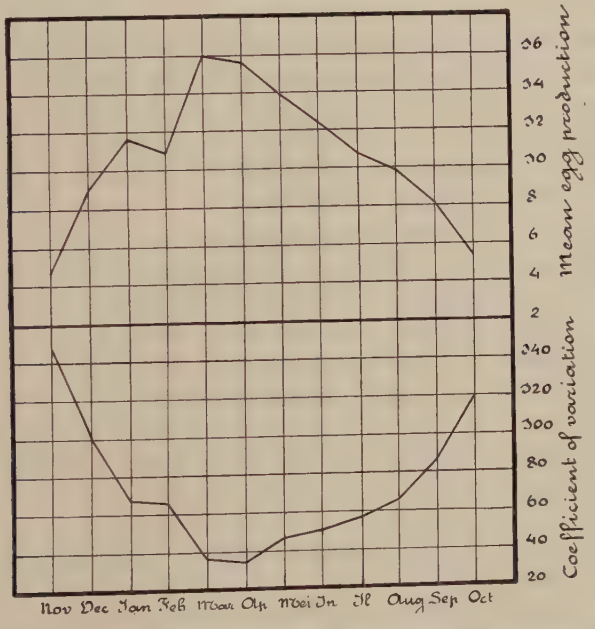


Fig. 9 *a* en *b*. Gemiddelde eierproductie per maand met variatiecoëfficiënt bij een hoenderras volgens Pearl (uit „a Biometrical Study of Egg Production in the Domestic Fowl.")

der wilde vogels. *Wij* zouden gezegd hebben: de gemiddelde eierproductie daalde van 12 op 8 eieren per broedsel. Was hetzelfde echter het geval geweest bij een stel van 100 kippen, dan had men gezegd: de gemiddelde eierproductie daalde van 12 op 0.08, wat veel juister de groote daling in de productiviteit van de soort weergeeft.

Nu is het practisch onmogelijk deze kippen-maat voor de productiviteit ook bij de wilde vogels toe te passen en een individu, dat in een bepaald tijdvak geen eieren legt, als leggende

nul eieren in rekening te brengen, zooals dat bij de kippen gebeurt. *Immers, het niet-maken van een legsel door een wild vogelindividu wil nog niet zeggen, dat dat individu het niet zou doen, als men zijn jongen wegnam, die het opvoedde of de eieren roofde, die dit individu bebroedde, m.a.w. het onder dezelfde omstandigheden bracht als waaronder de kip juist geregeld geplaatst is.* Wij weten, dat als men van een aantal broedende vogels de legsels wegneemt, de meesten in het begin der legperiode direct een nieuw legsel maken.

Er komt echter wel weer een moment waarop wij met de kippenproductiviteit kunnen gaan rekenen, dat is n.l. met den tijd, dat de tweede broedsels verschijnen (± 45 dagen na het begin van 't eerste legsel). Het grootste deel der individuen [1]) komt dan weer in de gelegenheid een broedsel te maken. Noemen wij het gemiddeld aantal eieren dat nu per broedsel gemaakt wordt *e* en maakt *p* % (bv. 60 %) een tweede broedsel (dus 40 % maken broedsels van 0 eieren), dan zou in de juistere productiviteitsmaat van de kip (*P*) uitgedrukt, deze dan nu voor die soort zijn: $P = \frac{p \times e}{100}$

Nu zagen wij in het eerste gedeelte dezer studie, dat het percentage tweede broedsels op en neer gaat met een reeks verschijnsels, o.a. voedseltoestand en aantal eieren, dat per broedsel gemaakt wordt. *Een slechtere voedseltoestand gaat zoowel samen met vermindering van het eieraantal per broedsel (e), als met een afneming van het percentage tweede broedsels (p); in veel sterker mate dus nog met de juistere maat voor de productiviteit P.* Bleken de eieraantallen per broedsel bijzonder hoog, dan was ook het percentage tweede broedsels bijzonder hoog en dus zou dan de kippen-maat voor de productiviteit relatief nog veel hooger geweest zijn. Bij slechte omstandigheden daarentegen relatief veel lager. Konden wij m. a. w. overgaan op genoemde maat, bij de kippenstudie gebezigd, zoo zouden wij een nog sterker uitkomende daling en stijging in de productiviteitslijnen van de wilde vogels zien, dan thans het geval is bij beziging van het gemiddelde eieraantal per broedsel.

Uit deze overwegingen blijkt o.a. ook, dat aan het einde der legperiode, b.v. zooals in 1918 bij de koolmees op N. H. toen één van de ± 60 paartjes een derde broedsel van 9 eieren maakte, de productiviteit daalde tot $^9/_{60} = 0.15$ en dus de 0-lijn naderde. Zoo is het ook in de andere jaren bij de andere soorten: *bezigen*

---

[1]) Niet zij die in den loop der eerste periode door verstoring tot een nieuw broedsel gedrongen werden en nu nog aan het uitbroeden der eieren of opvoeden der jongen bezig zijn.

wij de juistere maat voor de productiviteit van de vogelsoort, dan nadert deze tegen het einde van de legperiode de nullijn van eierproductie! Terwijl deze bij gebruikmaking van het aantal eieren per broedsel dan nog een heel eind boven 0 bleef, wat een minder juiste uitdrukking voor het productievermogen der soort is. *De legperiode eindigt uit gebrek aan beschikbare energie voor eierproductie.*

Hoe zou het nu bij de wilde vogels staan met de variatiecoëfficienten als wij van onze maat *(e)* op die van de kippen *(P)* over konden gaan. In het begin der legperioden worden geen legsels van 0 gemaakt (alle paartjes maken dan een broedsel), maar hoe verder wij in de legperiode komen, des te minder individuen kunnen als zij in de gelegenheid worden gesteld nog een legsel produceeren. Er komen meer legsels met 0 eieren en dit voorkomen veroorzaakt dus later in de legperiode een zeer belangrijke stijging van de variatiecoëfficient!

Uit deze overweging volgt, dat nog sterker dan thans uitkomt in de gegeven graphieken voor eieraantal per broedsel: *variatie in de eierproductie dwars in zou gaan tegen de eierproductie zelf en dat de resultaten bij de beschouwde wilde vogels in werkelijkheid meer overeenkomen met de uitkomsten bij de onderzochte kippenrassen, dan uit onze graphieken kan blijken.* En al weten wij nog niet, wat de fundamenteele beteekenis van het tegen elkaar in loopen dezer grootheden is, toch voert de groote overeenkomst ervan tusschen de beschouwde hoenderrassen en de wilde vogelsoorten ons tot de conclusie, *dat de factoren, die de productie van eieren bepalen bij kip en wilden vogel zeer analoog zijn.*

Eenerzijds werpt dit een eigenaardig licht op de physiologische gesteldheid van de kip. Immers wij bemerken, dat *eeuwenlange plaatsing onder zeer onnatuurlijke omstandigheden* (men denke hier slechts aan het doorloopende wegnemen van de gelegde eieren, het voorkomen dus van het maken van een broedsel) *en voortdurende selectie de fundamenteele processen, die de eierproductie bepalen, niet hebben kunnen veranderen.*

Anderzijds zullen wij er gebruik van maken voor de verklaring en ontleding van de verschijnsels, die bij de door ons beschouwde wilde vogelsoorten naar voren zijn getreden. Op deze analogie willen wij namelijk een werkmethode gronden, die vrijwel alle tot nu toe besproken feiten onder één gezichtspunt brengt, „verklaart". Deze is als volgt te formuleeren.

Wat de schommeling van de gemiddelde eierproductie bij een

bepaalde vogelsoort in een jaar aangaat, kunnen wij ons hieraan een energie verloop ten grondslag denken, welke in groote trekken een stijging en daling doormaakt, zooals die bij eenige hoenderrassen gevonden werd. Voorts nemen wij aan, dat een bepaalde legdrempel overschreden moet worden, aleer tot de productie van eieren kan worden overgegaan.

Deze energielijn ligt bij de hoenderrassen nu meestal het gansche jaar *boven* den legdrempel (nullijn van eierproductie). Bij de wilde vogelsoorten wordt in het algemeen minder energie voor de eierproductie beschikbaar gesteld en ligt deze drempel dus hooger, zoodat een deel van 't jaar de eierproductie-energielijn zich *onder* dien legdrempel bevindt (vergelijk fig. 10 A, C met 10 B).

In fig. 10 is getracht het bovenstaande principe neer te leggen. Daarbij is aan alle eierproductie-energielijnen (kortgenoemd: e.p.e.-lijnen) een stijging en een daling ten grondslag gedacht als bij de kip. Slechts is bij de Koolmees de *stijging* wat *steil* aangegeven, omdat wij zagen, dat de eierproductie-energie, zoodra maar de nullijn van eierproductie overschreden werd, haar maximumwaarde bereikte (zoowel eieraantal, als aantal vogels, dat een broedsel begint is in de eerste broedweken maximaal). Daartegenover behooren wij de stijging van de eierproductie-energielijn bij den Merel, Zanglijster, enz., minder steil aan te geven, an bij de Koolmees. Immers wij zagen bij vergelijking van het verloop van het eieraantal van Koolmees en Merel een verschil in deze richting optreden, zóó n.l. dat de Koolmees direct na het begin der legperiode, de Merel eerst na ± 2 maanden 't maximum aantal eieren per broedsel produceerde.

Aldus zullen wij verschillende types van e.p.e.-lijnen krijgen, b.v. een type A voor de Meezen en 't Gekr. Roodstaartje, een type C voor Merel, Zanglijster, Kneu en nog eenige andere soorten.

De vorm der e.p.e.-lijn en de lagere of hoogere ligging van den legdrempel bepalen nu samen het gemiddelde verloop van de legperiode van een soort. Deze lijnen aldus opstellende, toonen ons tevens wetmatigheden, welke met de feiten in overeenstemming zijn gebleken.

Voor alles zij er echter de aandacht op gevestigd, dat de in fig. 10 gegeven schematische e.p.-energielijnen *gemiddelden* voorstellen, m. a. w. het ééne jaar kan het verloop wat anders wezen dan het andere. Zoo geeft fig. 10 D schematisch voorgesteld een bedacht voorbeeld voor de Koolmees in twee jaren met een verschillend vroege lente maar met een gelijke relatieve voedseltoestand. De e.p.e.-lijn a′a″ is die voor een zacht voor-

jaar; b′b″ toont die voor een laat voorjaar, waarin dus *later* meerdere energie voor het eierleggen beschikbaar wordt gesteld en alhoewel de 0-lijn van eierproductie in beide gevallen op dezelfde hoogte gelegen is [1]), wordt deze drempel dan toch later overschreden, d.i. wordt eerst later met leggen een aanvang gemaakt.

Behalve dergelijke afwijkingen tusschen opeenvolgende jaren, zal, als wij niet een gemiddeld verloop, maar één speciaal jaar beschouwen, een veel grilliger gang voor den dag treden, dan hier schematisch als gemiddelde is aangegeven. Evenals een gemiddelde *temperatuurs*lijn een vloeiend verloop vertoont, een speciaal jaar daarentegen een zeer onregelmatig beeld geeft, zoo zal 't ook hier wezen. (Voor een deel is b.v. de e.p.e.-lijn een gevolg van den temperatuurgang, die waar wij in de vrije natuur werken juist een verloop vol onregelmatigheden en toevalligheden vertoont.)

Zoo valt het hieruit te begrijpen, hoe in April 1919 toen Koolmees en Pimpel juist den drempel van eierproductie overschreden hadden, de invallende vorst en sneeuw de e.p.e.-lijn dezer vogels nog weer even onder de nullijn deed gaan. Er werd energie voor meer primaire processen aan de eierproductie-energie onttrokken (zie fig. 5).

Het is misschien niet overbodig er op te wijzen, dat dus alle conclusies, die wij verder uit deze gemiddelden-schema's zullen trekken geldig zijn voor **gemiddelde** *uitkomsten (uit een reeks gegevens) en* **niet** *zijn over te dragen op* **het individueele geval.**

Wat kunnen wij nu aflezen uit de opgestelde schema's.

a. Bepalen wij ons allereerst tot *één soort*, b.v. de Koolmees. En stellen ons daarbij voor drie jaren met verschillenden relatieve voedseltoestand, zóó dat telkens elk volgend jaar voor de vogels in dit opzicht ongunstiger is. En dus telkens moeilijker den drempel van eierproductie wordt overschreden, m. a. w. deze 0-lijn van eierproductie dus respectievelijk steeds hooger komt te liggen (zie fig. 10E: a′a″ voor 't gunstigste jaar; b′b″ voor een minder gunstig jaar; c′c″ voor een jaar met een geringen relatieven voedseltoestand). Wij bemerken daaruit:

1. dat bij een *slechteren* relatieven voedseltoestand, *later* met leggen wordt begonnen (c′ later dan b′, later dan a′);
2. maar ook, dat een *slechtere* relatieve voedseltoestand de *legperioden verkort* en *later beginnen hier samengaat met vroeger eindigen!* (de snijpunten a′ en a″, b′ en b″, c′ en c″ naderen elkaar steeds dichter);

[1]) Omdat beschouwd zijn twee jaren met *gelijken relatieven voedseltoestand.*

3. dat een *gunstiger* jaar *hooger* ordinaten heeft, d.w.z. *hooger eieraantallen of (en) meer procenten tweede broedsels;*
4. Dat zoodra de legperiode a'a'' langer dan 45 dagen wordt, 2e broedsels op gaan treden tot tenslotte (legperiode langer dan 90 dagen) 3e broedsels kunnen optreden.

Relatief vroeg beginnen gaat samen met veel 2e broedsels en meer eieren per broedsel.

Dit zijn allemaal verschijnselen, welker samenhang wij juist in het eerste deel dezer studie emperisch vastgesteld hebben.

Een enkel woord nog over punt 2. Op pag. 14 vatten wij het resultaat der feiten aldus samen: „relatief vroeg beginnen, gaat samen met een veel langere legperiode dan normaal, met het gevolg, dat ook laat geëindigd wordt.'' Dit resultaat volgt nu ook uit de gehouden theoretische beschouwingen en sluit volkomen aan, bij wat Wolda in zijn boekje „Vogelcultuur en Vogelstudie'' **(11)** constateert (pag. 15): „dat in het algemeen *een vroeg beginnen van het broedseizoen gepaard gaat met een later eindigen*''. Fig. 11 uit dat boekje overgenomen demonstreert ons dit feit. In hoofdtrekken zien wij het telkens opgaan, hoewel de genoemde toevalligheden nu en dan afwijkingen, grilligheden in dien algemeenen gang teweeg brengen. Daarbij behooren wij er b v. aan te denken, dat *vroeg* beginnen nog geen *relatief* vroeg beginnen tengevolge van een beteren voedseltoestand beteekent. Het kan ook een gevolg van een zachter voorjaar wezen en dàn krijgen we geen langere legperioden; wij krijgen slechts een verschuiving hiervan (zie fig. 10D).

Daar*naast* is er reeds een zekere verschuiving der eerste eidata, bij beschouwing van verschillend groote *aantallen* individuen (zooals bij ons het geval is) uit zuiver waarschijnlijkheidsoverwegingen te verwachten. [1])

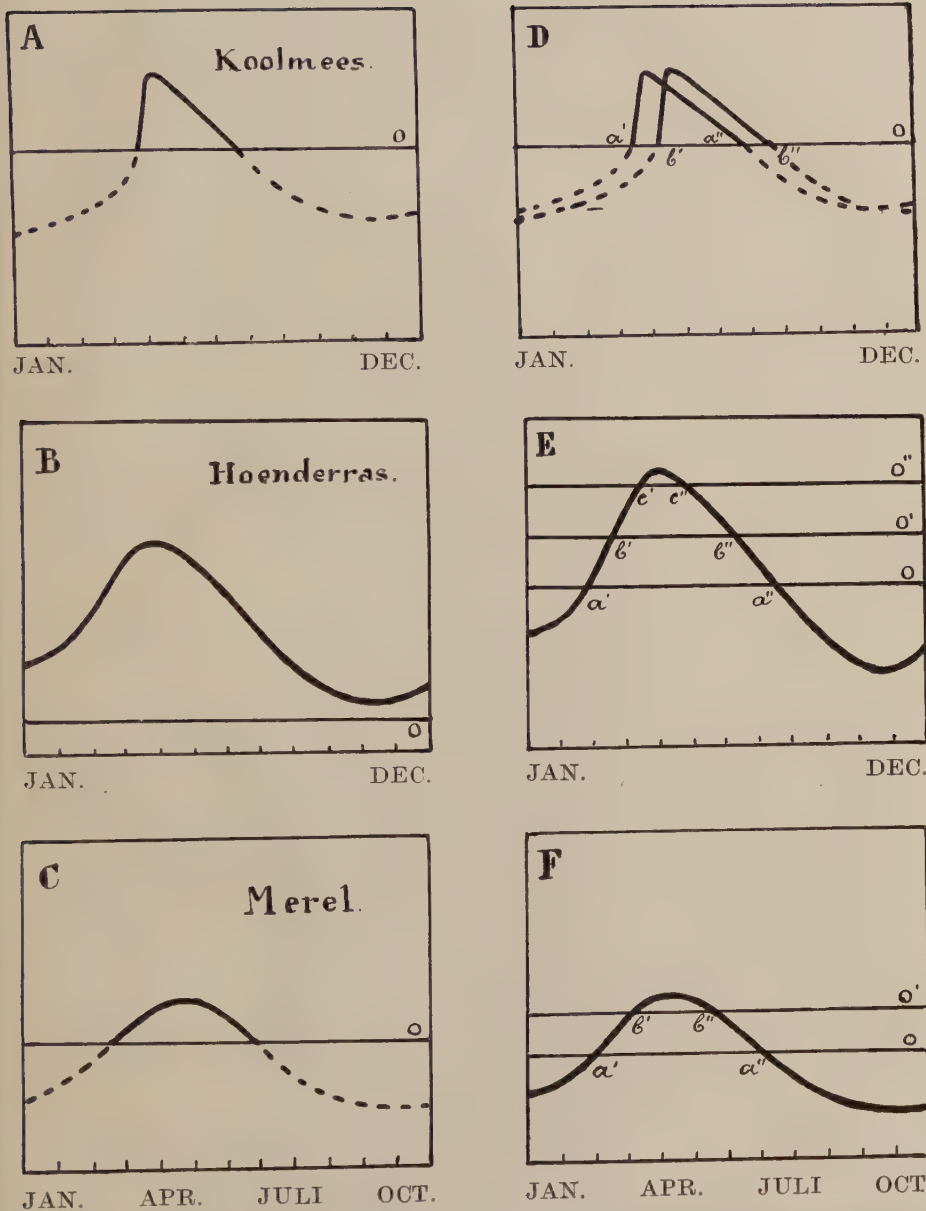
Zoo zien wij, hoe door 't werken bij omstandigheden, waarin *allerlei* factoren wisselen [2]) (b.v. aantal der beschouwde individuen, relatieve voedseltoestand, vroegheid der voorjaren, enz.) wetmatigheden door den invloed van *één* zoo'n factor, vertroebeld te voorschijn moeten treden. Wij behooren ons veeleer te verwonderen, dat ondanks dit alles, wetmatigheden nog zóó duidelijk uitkomen; eerder tenminste dan ons bezorgd te maken over onregelmatigheden en toevalligheden in de uitkomsten!

b. Beschouwden wij eerst de verschillen, die bij een soort in

---

[1]) Zie b.v. eenige beschouwingen hierover in „De Levende Natuur'', afl. 6, jaargang 24, Oct. 1919 (pag. 169) **(6)**.

[2]) En hieraan is nu eenmaal bij 't werken in de vrije natuur niets te veranderen!



A, B, C, D, E, F. Schematische voorstelling van eierproductie-energielijnen en nullijnen en eierproductie bij eenige soorten onder verschillende omstandigheden.

(Eggproduction-energy-curve and zero-line of eggproduction of different species under influence of different circumstances (schematical); Merel = T. merula, Koolmees = P. major; Hoender = Domestic fowl).

de opvolgende *jaren* zich voor kunnen doen. Thans willen wij het gedrag eener soort in verschillende *milieus* nagaan.

Direct valt te constateeren, dat dit geval eigenlijk hetzelfde is als bij *a* besproken. In beide gevallen komt het tenslotte neer op den *voedseltoestand*. Ongunstiger omstandigheden voor een bepaald *jaar* òf voor een bepaald *milieu* zijn hiertoe in den grond terug te voeren. Ook hier behooren wij dus te vinden, dat 'n ongunstig milieu een samengang veroorzaakt van: verkorting der broedperioden, vermindering van het percentage tweede broedsels, vermindering van het aantal eieren per broedsel.

Nu hebben wij deze feiten ook zien optreden. De Pimpel, die er te Schellinkhout beter scheen voor te staan, maakte meer 2e broedsels, legde meer eieren per broedsel, begon eerder met leggen en hield er later mee op. Trouwens de door Wolda uitgesproken en hier zooeven aangehaalde wetmatigheid, had ook betrekking op verschillen in *milieus*, op het gedrag der soorten op voor hen verschillend gunstige terreinen. (Zie fig. 11. Men bemerke ook de kortere legperiode van de Pimpel op N. H. tegenover de langere op Sch(ellinkhout).)

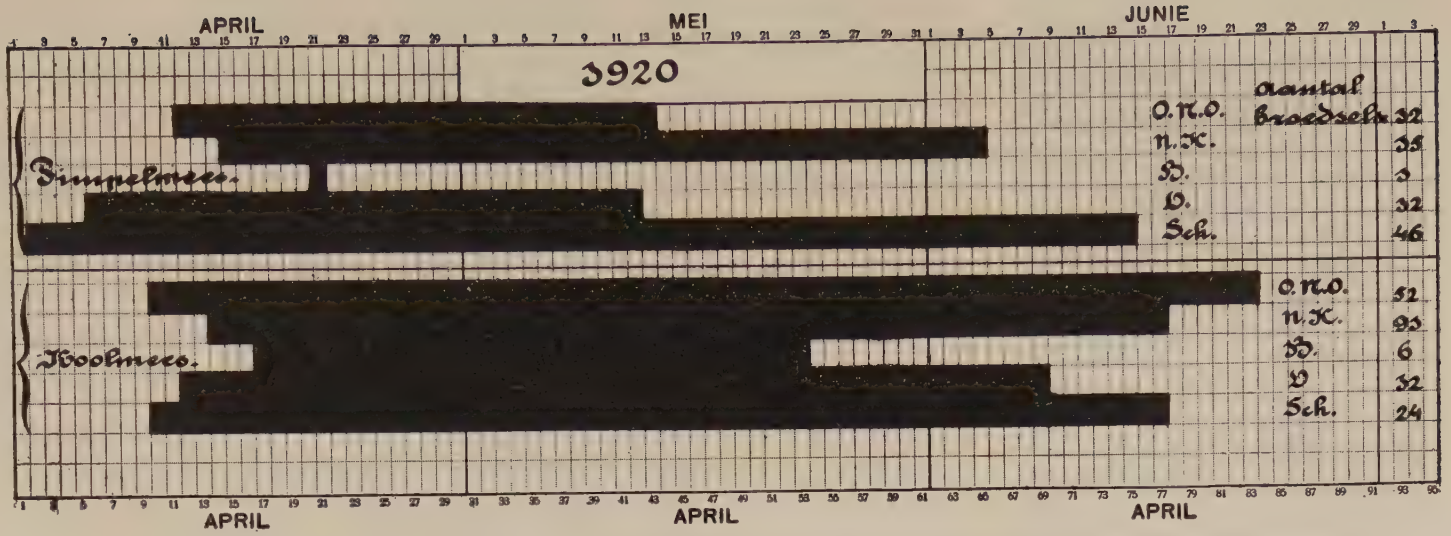
c. Wij vonden voor Pimpel-, Koolmees en waarschijnlijk ook voor de andere meezensoorten type 10A, voor de lijstersoorten meer een type 10C.

Wat zijn hiervan de gevolgen, als wij daarbij bedenken, dat meerdere soorten uit één zoo'n groep (b.v. de meezen) in éénzelfde streek geplaatst, veelal in ongelijke voedselconditie verkeeren[1])? Of anders uitgedrukt: als de e.p.e.-lijnen onderling ongeveer *gelijk*, maar de 0-lijnen van eierproductie op *verschillende hoogte* gelegen zijn? Ook hier moeten slechtere omstandigheden samengaan met langere legperioden, enz. Vergelijken wij op N.-Houderinge nu b.v. twee uitersten met elkaar: de *Koolmees*, die door een sterke aanwas in aantal in een gunstige positie blijkt tegenover de *Glanskopmees*, die zich met moeite tracht te handhaven, dan vonden wij dit theoretische resultaat immers ook verwerkelijkt (pag. 17).

Thans hetzelfde bij de kippenrassen nagaand, kan ik wijzen op het pas verschenen artikel van Prof. James Dryden in het Nov.nummer 1920 van de „Reliable Poultry Journal" **(1).** Hierin toont genoemde onderzoeker, dat hennen, welke het vroegst beginnen met leggen, gemiddeld het grootst aantal eieren per jaar maken, de langste legperioden hebben en zoodoende het laatst eindigen. Het resultaat samenvattend concludeert

---

[1]) Omdat ze deels ongelijksoortig voedsel gebruiken.



Vergelijking van de lengten van eenige legperioden bij Pimpel en Koolmees op verschillende terreinen.

(Length of layingperiods of P. coeruleus and P. major on different estates).

(Uit „Vogelcultuur en Vogelstudie" door G. WOLDA).

de schrijver: „*Early beginners are late quitters*". Fig. 12 toont de hierop betrekking hebbende graphieken in genoemde studie.

G. Westerink, directeur van het proeffokstation voor Pluimveeteelt te Beekbergen, heeft ter contrôle zijn feitenmateriaal aan de hand der stamboekgegevens van het station, op gelijke wijze gerangschikt **(8).** Deze onderzoeker komt tot hetzelfde resultaat, „dat de beste legsters in doorsnee vroeg beginnen en later met leggen eindigen, terwijl de slechteren later beginnen, doch ook vroeg ophouden". (Zie fig. 13, pag. 41).

Dit mag er nogmaals op wijzen, dat werkelijk wilde vogel en kip in *principe* dezelfde wetten aan de eierproductie ten grondslag hebben liggen en dat de gebezigde theoretische verklaring van deze wetmatigheden behoorlijk rekenschap geeft.

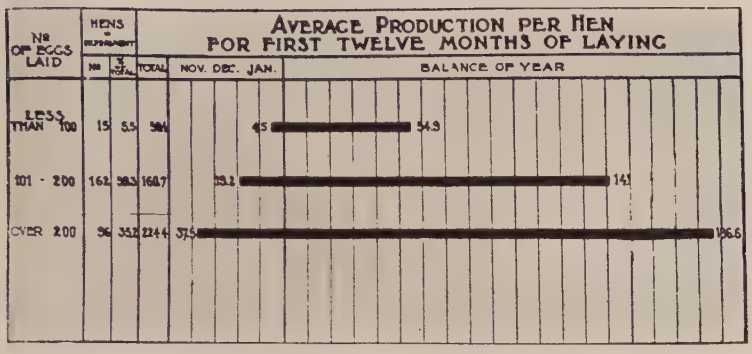
d. Willen wij tenslotte nog even onze aandacht schenken aan de gevolgen van de afwijkingen in het verloop der e.p.e.-lijnen, wat de verschillende *groepen* van soorten betreft (b.v. types 10A, B, C).

Verschillen in milieu (hoogere of lagere ligging der 0-lijn van eierproductie) geven bij de lijsters zoo eenigszins andere verschillen te verwachten, dan bij de meezensoorten.

Immers wij zien, dat een verplaatsing van genoemde 0-lijn bij de *meezen* slechts *geringe* verschillen aan den *aanvang* der legperiode, *veel grootere* verschillen aan het *einde* dier periode ten gevolge moet hebben.

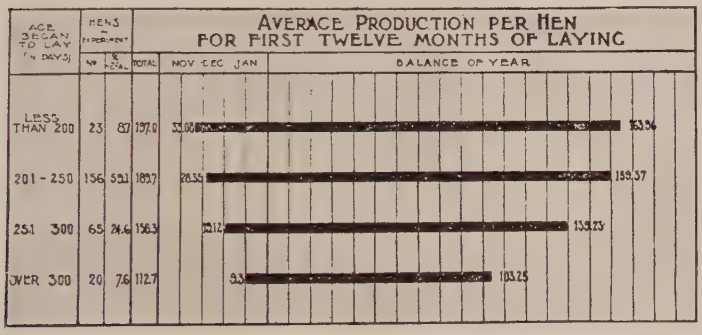
Nu is dit laatste ook alweer een bekend feit: gemiddeld geven de meezensoorten grootere verschillen tusschen de einddata, dan tusschen de begindata te zien (vergelijk o.a. fig. 11).

Bij de *lijsters* moeten wij echter anders voorspellen. De langzamere stijging der e.p.e.-lijn geeft hier ook aan den *aanvang* der legperioden belangrijke verschillen te verwachten (zie fig. 10F: a′ en b′) bij een verschil in voedselmilieu. Nu is het wel eigenaardig, dat G. Wolda juist bij de bestudeering van de broedperioden in twee voor de merels verschillend gunstige voedselmilieus groote verschillen in aanvang der legperioden vond. De in betere conditie verkeerende merels om huizen en in villaparken begonnen ± 3 weken eerder, dan die op het vrije veld **(9).**



Oregon Experiment Station.

Chart 1—Good fall and winter producers are the best layers. This chart records the results of some experiments conducted at the Oregon Experiment Station at Corvallis. The pullets were separated into three groups according to their first year's trap-nest records, which are dated from the first egg laid by each pullet. There were fifteen that laid less than a hundred in a year, their actual average being 59.4 eggs. Note that the birds that were the poorest producers in first three months of their laying made the poorest record during the rest of the year. In other words, as Prof. Dryden says, „the late producers were the early quitters."



Oregon Experiment Station.

Chart 2—In this chart the layers are grouped according to the age (in days) at which they began laying. Note that those that began laying first (under 200 days) laid the most eggs in three months and made the best records for the year. By tabulating trap-nest records Prof. Dryden has found that the best layers in a flock are that are youngest when they begin to lay.

„Early beginners are late quitters" (Uit „de Reliable Poultry Journal")

V. OORZAAK VAN HET SPECIALE VERLOOP DER EIER-PRODUCTIE-ENERGIELIJNEN. — TOEKOMSTIGE RICHTING VAN ONDERZOEK.

In 't voorgaande is dus getracht de verschillende in dit opstel naar voren getreden wetmatigheden over begin, verloop en eindigen der legperiode tot één grondprincipe terug te voeren.

Bovendien werden de door andere onderzoekers opgedane ervaringen over het verloop dier perioden binnen deze gezichtskring getrokken.

Als gevolg van het met succes toetsen der ervaringen aan den theoretischen grondslag, meenen wij te kunnen beweren, dat er mogelijk een grond van waarheid in de aangenomen principes zit. In dat geval is de vraag op te lossen: *welke de oorzaak kan wezen van het speciale verloop der eierproductie-energielijn en van den legdrempel bij elk der soorten*, tot welker verloop immers alle wetmatigheden werden teruggevoerd.

Of tenminste: in welke richtingen moet het onderzoek geleid worden, opdat wij hierover iets te weten zouden kunnen komen.

Dat de kip gemiddeld ruimer energie ter beschikking van de eierproductie stelt, dan b.v. de meezensoorten moet tenslotte berusten op verschillen in anatomische bouw en physiologische eigenschappen. De verschillende ligging (hooger of lager) der *legdrempels* (0-lijnen van eierproductie) bij de soorten moeten wij dus hieruit zien te halen.

Wat de andere beheerschende lijn, de e.p.e.-lijn betreft zij het volgende opgemerkt. Wellicht is het typische verloop van die lijn bij de meezen tegenover die bij lijsters. enz. gedeeltelijk te verklaren uit het *voedsel*, dat door de soorten gebruikt wordt. En het verschillende tempo, waarin dit voedsel in meerdere mate ter beschikking komt, zou het specifieke verloop misschien geheel of voor een deel kunnen verklaren.

Evenals de vogelsoorten, naarmate zij uit lucht, grond (en water), schors (en takken) voeden, als gevolg daarvan anders tegenover den trek komen te staan, aldus dat, wat ons land betreft hoofdzakelijk drie groepen soorten ontstaan: respectievelijk trek-, halfwinterharde en winterharde vogelsoorten. Zoo zou de gebondenheid aan bepaalde voedselbronnen ook hier de gang van het beschikbaar komen van eierproductie-energie voor een deel wellicht kunnen verklaren. Hierbij zij reeds opgemerkt, dat alle meezensoorten het *steile* type fig. 10A leverden (alle: categorie *takvoeders*), terwijl de soorten, die ons min of

meer zeker het type 10C toonden, alle 9 [1]) juist echte *grondvoeders* waren. Waarmede ik slechts bedoel, dat zoeken in deze richting kans biedt vruchtbaar te wezen. En dat m. a. w. voor vele vogelsoorten het verloop der e.p.e.-lijnen dient te worden vastgesteld, om door onderlinge vergelijking der resultaten en in aanmerking nemende de speciale voedselkeuze der betreffende soorten in deze richting een eventueel verband te kunnen vaststellen.

Wat den invloed van deze meer *uitwendige factoren* op het verloop der e.p.e.-lijnen betreft, zij bovendien nog opgemerkt, dat wij ook kunnen leeren uit het reageeren der leggende vogels op allerlei factoren, zooals wij b.v. den invloed van temperatuurinzinking en voedselschaarste hier en daar konden vaststellen. Waar wij nu eenmaal niet in staat zijn de omstandigheden naar keuze te doen inwerken, daar behooren wij door voortzetting der jaarlijksche statistieken het verloop der broedperioden vast te leggen, om hierdoor nu en dan eens den invloed van een extreme factor te kunnen constateeren. Want uitersten zullen veelal 't leerzaamst zijn en wij hebben geduldig af te wachten, wat het klimaat in dit opzicht ons brengt.

Naast deze uitwendige zullen ook meer *inwendige factoren* het verloop der e.p.e.-lijn moeten beheerschen. Dat wij er met de eersten niet alléén komen, blijkt b.v. daaruit, dat we de eierproductie van de kip vanaf 1 November reeds zien stijgen en na Maart of April reeds zien dalen, terwijl in ons klimaat in de omringende natuur de toevoer van zonne-energie eerst omstreeks Januari begint te stijgen en in Augustus aanvangt met dalen. Er moeten dus, zooals te verwachten was, belangrijke „inwendige factoren" zijn, die den gang van de eierproductie-energie mede beheerschen. Dergelijke factoren kunnen o.a. zijn de processen, die in een andere richting de energie tot zich trekken, zooals de rui en de zang. Zoo bleek in de proeven met hoenders genomen, dat een vrijwel absolute correlatie bestaat tusschen in de rui vallen en ophouden met leggen. Individuen, die in Augustus reeds gaan ruien, houden daarbij direct met leggen op; diegenen, welke eerst in October in de rui vallen, eindigen daarmede eerst dàn. Wij moeten er hierbij aan denken, dat eer die rui zichtbaar wordt, wellicht al wat gebeurd is en dat dan misschien reeds energie in deze richting is verbruikt. Het ruiproces, oorspronkelijk door bepaalde factoren in werking gesteld, begint na eenigen tijd belangrijke hoeveelheden

---

[1]) De Merel, Zanglijster, Groote Lijster, Akkerleeuwerik, Kneu, Witte Kwikstaart, Huismusch, Waterhoen, Spreeuw.

energie te vorderen. Er treedt wellicht een concurrentie om de energie in, tusschen de verschillende processen (lichaamstemperatuur, beweging, rui, eierproductie, zang, trek, enz.), waaronder sommige dezer moeten lijden. Een dergelijke wederzijdsche beïnvloeding van tegelijk verloopende gebeurtenissen in een organisme is in de botanie hier en daar reeds bestudeerd. Aldus behooren wij er ook hier aan te denken, *dat het eierproductieproces naast zijn afhankelijkheid van uitwendige factoren, begrepen dient te worden in samenhang en in evenwicht met het verloop van andere processen, die eveneens onder bepaalde omstandigheden tot een zekere hoeveelheid energie tot zich trekken.*

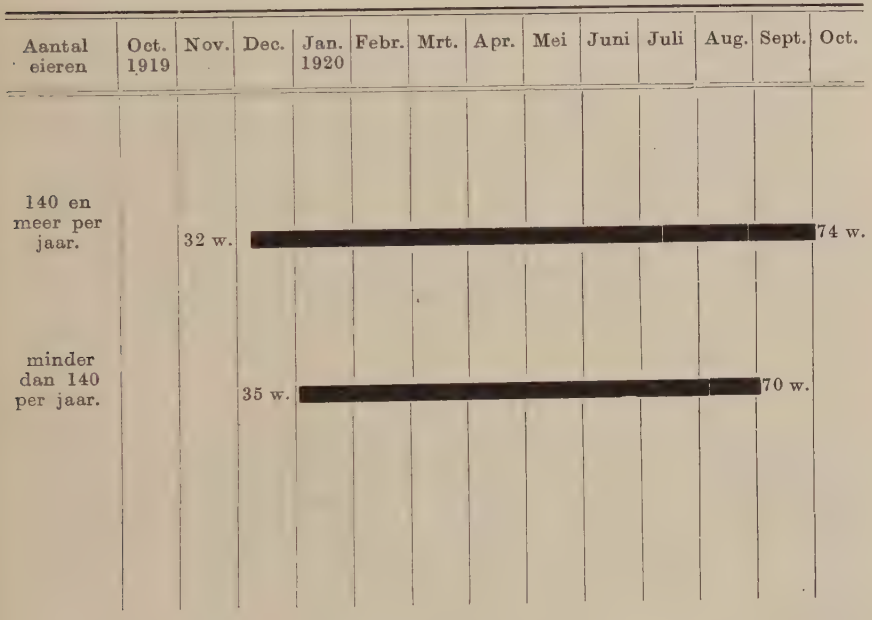


Fig. 13.

De beste legsters beginnen in doorsnede vroeg en eindigen laat. (Proefstation Beekbergen).

(Early beginners are late quitters: Experiment Station: Beekbergen, Holland).

Een studie van het verloop dier andere gebeurlijkheden in hun afhankelijkheid van de omstandigheden, zooals hier getracht is, om voor het eierproces te beginnen, kan daarom ook voor dit laatste verschijnsel, van beteekenis wezen.

OVERZICHT DER VOORNAAMSTE GEBEZIGDE PUBLICATIES.

(1). J. Dryden. „The Selection of Pullets for high Egg Production." „Reliable Poultry Journal", Oct. 1920.
R. Pearl and F. M. Surface. „A Biometrical Study of Egg. Production in The Domestic Fowl" (Bulletin 110 van 't „Department of Agriculture: Bureau of Animal Industry"):
(2). I. „Variation in annual egg production" (part. 1, 1909);
(3). II. „Seasonal distribution of egg production" (part. 2, 1911);
(4). III. „Variation and correlation in the physical characters of the egg" (part. 3, 1914).
(5). L. v. 't Sant. „Statistische onderzoekingen betreffende het aantal eieren per broedsel bij Merel, Zanglijster en Groote Lijster", „Ardea", afl. 1, jaarg. X (1921).
(6). D. Tollenaar. „Eenige Physiologische Vraagstukken bij den Vogel. Het Broeden." „De Levende Natuur", jaarg. 24, afl. 6, (Oct. 1919).
(7). ——. „Vergelijkende gegevens der nestkastproeven op „N.-Houderinge" en „O. N.-Oord"." „De Levende Natuur", jaarg. 23, afl. 11 (Maart 1919).
(8). G. J. Westerink. „Vroegrijpheid en Eierproductie." „De Kleinveeteelt", nr. 65 (31 Maart 1921).
(9). G. Wolda. „Merelonderzoek" in „De Levende Natuur", jaarg. 25, afl. 8 (Dec. 1920).
(10). ——. „Ornithologische Studies" (avec Resumé en français). (v. Langenhuyzen, 1918).
(11). ——. „Vogelcultuur en Vogelstudie" (Verslagen en Mededeelingen van den Plantenziektekundigen Dienst te Wageningen, nr. 17, 1921).

Gekraagd Roodstaartje	Erithacus phoenicurus (L.)
Glanskopmees	Zie Zwartkopmees (Glanskop)
Groote Lijster	Turdus viscivorus (L.)
Huismusch	Passer domesticus (L.)
Kneu	Acanthis cannabina (L.)
Koolmees	Parus major (L.)
Kuifmees	Parus cristatus (L.)
Matkopmees	Zie Zwartkopmees (matkop).
Merel	Turdus merula (L.)
Pimpelmees	Parus coeruleus (L.)
Spreeuw	Sturnus vulgaris (L.)
Veldleeuwerik	Alauda arvensis (L.)
Waterhoen	Gallinula chloropus (L.)
Witte Kwikstaart	Motacilba alba (L.)
Zanglijster	Turdus philomelos (Brm.)
Zwarte mees	Parus ater (L.)
Zwartkopmees (Glanskop)	Parus communis (Baldenst.)
Zwartkopmees (Matkop)	Parus salicarius (Brm.)

LAYING-PERIODS AND EGG-PRODUCTION OF SOME WILD BIRDS (AS COMPARED WITH THOSE OF DOMESTIC FOWL).

(The numbers in parentheses refer to the literature-review.)

I.

Every biological investigation starts with the collection of statistical material. In this paper the reader will find the first data of that kind with regard to the laying-phenomena of some wild species of birds, which data for the greater part are the outcome of a scrupulous control of artificial nests (nest-boxes). As to the egg-production of barndoor-fowl the first reliable data have been published by the Americans Mr. PEARL and Mr. SURFACE (2, 3, 4).

II.

Plate 1 [1]) illustrates the general proceeding of a laying-period: one two or three *groups* of broods with intervals of ± 45—50 days (the so called 1st, 2nd, 3rd broods).

Plate 2 with more data, shows the appearance of the 1st broods of Parus major under the influence of slightly varying temperature. The aspect of the plate suggests a normal distribution curve.

Plate 3 shows us that the dates on which the laying-periods commence in the successive years, vary in the same way for each species of titmouse.

In order to get a better insight into the cir umstances which affect the commencement of the laying-periods, Plate 4 compares its fluctuations with those of *a.* the *direct* temperature (*i.e.* the temperature prevailing during the decade comprising the commencing-day of the laying-period of the species) and *b.* a temperature-total (from January 1st till said decade).

It strikes us that there is a greater concordance with the latter value denoting that also the preceding months are exerting their influence on the commencement of the laying-period. We may assume that in early springs (high temp.-totals) the „laying-threshold" is sooner crossed owing to the earlier appearance of insects. In the case of unfavourable circumstances presenting themselves immediately after the instant of crossing the laying-threshold, it may happen that the laying is temporarily checked; Plate 5 shows a conspicuous depression (for Parus major and Parus coeruleus) on the spot where a top-height might have been expected in the case of a constant mild temperature (Plate 2).

Table 1 furnishes some comparative values for P. major in consecutive years. Column 2 gives a percent ratio of the 2nd broods. Column 4 denotes the percentage of boxnests where deaths occurred among the young brood and table 5 the duration of each year's laying-periods. Column 3 furnishes a proportional measure for „relative earliness". In Plate 3 we stated a similar fluctuation of 1st laying-dates and temperature-total; there is, however, no perfect parallelisation: the degree of deviation being expressed quantitatively in column 3. It may happen for example that, in a certain year, birds start laying at an earlier date, than would have been expected by the temp.-total. A „relative earliness" is prevailing then which in this case is expressed by a *positive* value.

Table 2 contains the same data with regard to some other species (except mortality of brood).

---

1) A vertical rectangle at a certain date, denotes that on this day a specimen started laying. According as more broods were started daily, said square is proportinately heigher.

In every case we observe that an early commencement of laying is concordant with abundant 2nd broods, long laying-periods and low brood-mortality. All these facts may be considered as the results of one cause: *in relatively early-laying years favourable food-conditions* will bring about an earlier crossing of the laying-threshold, longer laying-periods, more 2nd broods and less mortality among the young brood.

III.

In this chapter are discussed the average number of eggs and the variation-coefficient according to Pearson, of the layings, that have begun in different periods of the laying-season. At the same time the standard deviation of the average number of eggs has been stated.

For Erithacus phoenicurus these values have been brought together in Table 3 (results from the estates „N.-Houderinge" and „Oranje-Nassau's Oord") which shows us that the average number of eggs decreases in the course of the laying-period, whereas the variability is strongly increasing.

The differences between the averages of consecutive years are slight ones. Only in O. N. O. between 1918, and 1919 this difference is real, viz. 0.5 ± 0.15, in 1918 the number of eggs presenting a top figure.

In Table 4 the same observation holds good with regard to P. major. Here, too, we see that in the earlier half of the laying-period the number of eggs is greater than in the latter half, whereas the variation-coefficient shows the reverse. In table 6 (P. major and coeruleus) the laying-period has been divided into even more sub-periods, and the gradual decrease of the number of eggs during the laying-period is clearly seen. In Plate 6 this decrease is once more compared with the variation-coefficient, and again we see the *egg-production and variation-coefficient move in opposite directions.*

Further we again observe a decidedly greater number of eggs in 1918 than in 1920. In 1918 we found the most favourable food-conditions, in 1920 we found the worst, and we see that said conditions have affected the production of eggs.

A similar course (like that of the egg-production of Parus-species and of Erithacus phoenicurus) is not shown by all species of birds. Thus, at the beginning of the laying-period an increase of the average number of eggs is shown by Turdus-species. Plate 8, illustrating the course of the average number of eggs, and of the variation-coefficient with regard to T. merula, is characteristic for Turdus-species.

The egg-production of poultry shows characteristic points of conformity with that of the wild birds we have mentioned; e.g.

1. Favourable food-conditions coincide with a greater production.
2. The average number of eggs and the variation-coefficient move in opposite directions. (Pearl and Surface; see Plate 9).
3. Early starting will be attended by a longer laying-period (James Dryden (1): „Early beginners are late quitters"; Plate 12; for wild birds see also Plate 11 and Plate 13).

IV.

The above mentioned concordant results point out the fact that the same principles hold good for the egg-production of hen and wild bird; in the case of barndoor-fowl, culture has produced no change.

On the strength of the observed similarities we may assume for the wild bird the same course of egg-production as has been found by Pearl and Surface for the hen, the principal difference being that in the case of wild birds the zero-line is lying somewhat higher (compare

Plate 10 B with 10 A, 10 C). The hypothetical parts of the egg-production curve below the cero-line, are to be considered as representing a laying-energy insufficient for a real production of eggs. We therefore feel justified to call this curve the „eggproduction-energy curve". The above mentioned zero-line corresponds to what was called the „laying-threshold". Apart from this the Turdus-species show a course slightly divergent from that of the Parus-species (compare Plate 10 C with 10 A).

This view being accepted, we are able to trace several rules in those diagrams; *e.g.* more favourable food conditions, *i.e.* a lower zero-line of egg-production, are attended by *early beginning, late ceasing,* longer laying-periods and higher ordinates, i.e. greater numbers and (or) a greater percentage of 2nd broods. (Compare e.g. in Plate 10 E the laying-periods c′c″, b′b″, a′a″.)

The different shapes of the curves of Turdus and Parus in so far as the latter shows a much steeper beginning explains why food-conditions have a much more marked effect on the beginning of the laying-period in the case of Turdus than in that of Parus. In fact, in Holland 3 weeks' advance could be stated in the first laying of the house-blackbird as compared with its less favourably circumstanced sister [1]) in the wood and the field. (9)

In the case of Parus similar differences have not been observed.

The different slope at the beginning and at the end of the laying-periods curves also readily explains why the differences observed in the dates of beginning are much smaller than those observed in the dates of ceasing. (Plate 11.)

V.

In the preceding chapter we have reduced the course of a laying-period to the shape of the eggproduction-energy curve and the relative situation of the zero-line of eggproduction. Our next step will be to explain the different shapes and situations of these lines shown by various species of birds as resulting from different *external* and *internal influences.*

As one of the most important external influences the foodcondition must be considered. Which as is known, varies for the different bird-species. Some of them gather their food from the soil (e.g. Turdusspecies), whereas for other birds the trees are the main feeding sources (insects from the bark, e.g. Parus species). Perhaps it may be assumed that the rate in which this energy is coming at the bird's disposal is not the same in these cases and the different shape of the eggproduction-energy curve might partly find its explanation from this circumstance. In fact a most conspicious thing is, that all Parus species show the typical form of Plate 7, whereas for all 9 species discussed, which find their food from the soil (T. merula, T. viscivorus, T. philomelos, Acanthis cannabina, Passer domesticus, Gallinula chloropus, Sturnus vulgaris, Motacilba alba, Alauda arvensis) the characteristic curve has a shape similar to that of Plate 8. One of the means to elucidate this problem should therefore consist in the compilation of observations regarding the average number of eggs during the successive periods of the egglaying of a still greater number of birdspecies and in the investigation whether there exists a real correlation between the feedingsources and the typical forms of the eggproduction-energy curves.

That however, apart from the external circumstances, influences of an internal nature are playing their part, becomes clear from the fact that the increase and decrease of eggproduction of the domestic fowl

---

1) The blackbird T. merula, that was never found brooding within 80 M. distance from a dwelling; whereas the house-blackbird will brood within that distance.

occurs several months before the similar variations in the heat-energy received from the sun. Moreover a decided dependence has been proved to exist between moulting and a temporary check in egglaying. It goes without saying that there must be an interaction between the processes which are connected with energy transition, as e.g. egg-production, moulting, bodilytemperature, migration, song, etc. What we therefore should try to obtain is an explanation of the course of eggproduction based on its connection with all simultaneous energetical processes.

HET BEREKENEN VAN DEN AANWAS BIJ GROVE DENNEN IN NEDERLAND

DOOR

Dr. A. H. BERKHOUT.

Nu Nederland gelukkig een boschproefstation rijk is en de achterstand op het gebied van de onderzoekingen bij den Boschbouw, vergeleken bij die van den Landbouw, geleidelijk kan worden bijgewerkt, is het een zeer wezenlijke zaak, dat men in staat is, zuiver te meten.

Het is niet voldoende te weten, dat de toepassing van de één of anderen voorzorgsmaatregel gunstig werkt, maar men moet ook onder cijfers kunnen brengen de meerdere waarde, die daardoor wordt geproduceerd, tevens de kosten, die er mede gepaard gaan. Zijn die in gunstige verhouding, dan mag op een algemeene toepassing in de praktijk gehoopt worden. In het tegenovergestelde geval is de Directeur van het Rijksboschbouwproefstation verplicht, voor de toepassing te waarschuwen.

Het meten van den aanwas is bij den Boschbouw veel gecompliceerder dan bij den Landbouw.

De houtteler kan aan het einde van het jaar den aanwas niet op de weegschaal leggen. Deze vormt één geheel met den voorraad en is daarvan niet te scheiden.

In de Mededeelingen der Landbouwhoogeschool, jaargang 1920, deel XVII, aflevering 4 en 5, werd een artikel opgenomen onder den titel van: Het meten der boomen in verband met hun aanwas. Daarin werd een methode uiteengezet, die het den boschbeheerder mogelijk maakt, op eenvoudige wijze zijn houtvoorraad met voldoenden graad van nauwkeurigheid te bepalen. Tevens werd de weg gewezen, die ingeslagen moet worden, om tot een zuiverder uitkomst te geraken. Tenslotte werd aangetoond, hoe de aanwas was te bepalen en welke graad van nauwkeurigheid aan die methode volgens de waarschijnlijkheidsrekening is toe te kennen.

Van het grootste belang is het echter, in de werkelijkheid na te gaan, hoe de uitkomsten zijn.

Het Afgebrande-Bosch in de nabijheid van Wageningen werd in 1916 opgemeten, en in 1921 wederom.

De resultaten dezer beide opnamen zullen hier in het kort worden besproken.

HOOGTE.

In 1916 werden van de 622 boomen, 154 stuks met hulp van de sectiemethode gecubeerd. Te voren was met hulp van een verbeterden hoogtemeter van Bose de lengte dezer 154 boomen gemeten. Aan dit instrument werd de voorkeur geschonken boven de andere in de verzameling aanwezige, omdat er vlug mede gewerkt kan worden, en de graad van nauwkeurigheid voldoende mag geacht worden. Om die te kunnen beoordeelen waren 288 maal de hoogten van twee vaste teekens op den muur van het gebouw „Hinkeloord" bepaald. Met hulp van een stalen meetveer werden die hoogten gecontroleerd.

De middelbare quadratische fout in % uitgedrukt werd bepaald door twee waarnemers A en B, bij verschillende standhoeken.

Standhoek	A	B
23°	0,15 %	0,12 %
18°	0,17 %	0,14 %

Het is met den hoogtemeter van Bose niet mogelijk onder den idealen standhoek van 45° te werken.

De gevonden middelbare quadratische fouten zijn zoo miniem, dat het onnoodig is, de Bose door een nauwkeuriger instrument te vervangen. De fouten in de hoogtemeting van boomen toe te schrijven aan andere factoren zijn veel belangrijker.

Een wezenlijke fout ontstaat, doordat de boomen dikwijls niet zuiver verticaal staan en doordat de top excentrisch is. Deze fout is gedeeltelijk weg te nemen, door het instrument op 2 plaatsen op te stellen, maar de zuivere berekening is daarbij vrij gecompliceerd en kost veel tijd.

Bij de opname der boomen van het Afgebrande-Bosch in 1921 zijn de hoogten van alle proefboomen van 2 standplaatsen gemeten, maar bovendien is bij het beklimmen der stammen rechtsstreeks de lengte bepaald. Zoodoende wordt de fout wel verminderd, echter niet volledig weggenomen.

De wind veroorzaakt mede afwijkingen, maar verder wordt menigmaal een verkeerde top aangepeild.

Te verwonderen is het niet, dat op grond van de 2e hoogtemeting, gedurende de 5-jarige periode, een deel der boomen een negatieven lengteaanwas volgens de berekening vertoont. De hoogteaanwas in de 5-jarige periode bedroeg gemiddeld 2,9 ± 4,9 %, een zeer vage uitkomst, en dat is begrijpelijk, want aan de beide hoogtemetingen kleven fouten, en de berekening in procenten is mede niet zuiver.

Het een en ander wordt gedemonstreerd door het feit, dat 42 boomen van de 154 een negatieven hoogteaanwas aangaven. De gemiddelde lengteaanwas van alle 154 boomen bedraagt 2,9 ± 0,4 %.

AANWAS DIAMETER.

Bij het meten van de diameters op borsthoogte worden natuurlijk ook fouten gemaakt. Nu eens wordt de klem wat sterker, dan wat losser aangedrukt.

Door BÖHMERLE (C.f.d.g.F. 1898 p. 246) werd een beukenopstand opgenomen, waarvan alle stammen genummerd waren. Er werd gemeten over 't kruis in m.M. met een aluminium klem van ALDENBRÜCK en met een aluminium klem van HEYER-STAUDINGER. Met eerstgenoemde klem werd de opstand éénmaal, met de Heyer-Staudinger tweemaal opgenomen. Het aantal boomen bedroeg 288. De gemiddelde diameter uit de kruisklemming werd niet voor iederen boom berekend, maar de uitkomsten stuk voor stuk vergeleken.

Vergelijkt men de 2 opnamen met de Heyer-Staudinger-klem dan verkrijgt men:

255	gevallen	of	44,3 %	een verschil	van	0 m.M.
109	„	„	18,9 %	„	„	„ + 1 „
113	„	„	19,6 %	„	„	„ — 1 „
44	„	„	7,6 %	„	„	„ + 2 „
34	„	„	5.9 %	„	„	„ — 2 „
8	„	„	1,4 %	„	„	„ + 3 „
4	„	„	0,7 %	„	„	„ — 3 „
2	„	„	0,3 %	„	„	„ + 4 „
2	„	„	0,3 %	„	„	„ — 4 „
2	„	„	0,3 %	„	„	„ + 5 „
2	„	„	0,3 %	„	„	„ + 6 „
1	„	„	0,2 %	„	„	„ + 7 „
576			99,8 %			

Vergelijkt men de opnamen der Aldenbrücksche klem met die van Heyer-Staudinger, dan vindt men:

123	gevallen	of	21,3 %	een	verschil	van	0	m.M.
210	„	„	36,4 %	„	„	„	+ 1	„
52	„	„	9,0 %	„	„	„	— 1	„
125	„	„	21,7 %	„	„	„	+ 2	„
14	„	„	2,4 %	„	„	„	— 2	„
34	„	„	5,9 %	„	„	„	+ 3	„
5	„	„	0,9 %	„	„	„	— 3	„
7	„	„	1,2 %	„	„	„	+ 4	„
2	„	„	0,3 %	„	„	„	— 4	„
1	„	„	0,2 %	„	„	„	+ 5	„
2	„	„	0,3 %	„	„	„	+ 6	„
1	„	„	0,2 %	„	„	„	+ 7	„
576			99,8 %					

De cirkelvlakte der 288 boomen bedroeg:

1E KLEMMING	2E KLEMMING	3E KLEMMING
Heyer-Staudinger klem		Klem v. Aldenbrück
6,4030 M.²	6,4103 M.²	6,4745 M.²

Het Afgebrande-Bosch werd 2 maal geklemd in 1916, ten einde een idee te krijgen van de afwijkingen.

130	boomen	of	20,9 %	gaven	een	verschil	van	0 m.M.
102	„	„	16,4 %	„	„	„	„	+ 1 „
113	„	„	18,2 %	„	„	„	„	— 1 „
56	„	„	9,0 %	„	„	„	„	+ 2 „
82	„	„	13,2 %	„	„	„	„	— 2 „
40	„	„	6,4 %	„	„	„	„	+ 3 „
35	„	„	5,6 %	„	„	„	„	— 3 „
19	„	„	3,1 %	„	„	„	„	+ 4 „
14	„	„	2,3 %	„	„	„	„	— 4 „
6	„	„	1,0 %	„	„	„	„	+ 5 „
7	„	„	1,1 %	„	„	„	„	— 5 „
6	„	„	1,0 %	„	„	„	„	+ 6 „
2	„	„	0,3 %	„	„	„	„	— 6 „
2	„	„	0,3 %	„	„	„	„	+ 7 „
5	„	„	0,8 %	„	„	„	„	+ 8 „
3	„	„	0,5 %	„	„	„	„	+ 9 „
622			100.1 %					

38,4 % van de boomen van het Afgebrande-Bosch waren bij de 2e klemming dunner dan bij de eerste, 40,7 % dikker en 20,9 % gelijk. Het totaal verschil in cirkelvlakte tusschen de 2 klemmingen bedroeg slechts 2,053 d.M.^{2} op de 3720 d.M.^{2}

De toename in dikte van 1916—1921 van de 154 proefboomen bedroeg 2,7 % $\pm$ 1,8 % per individu en van het totaal 2,7 % $\pm$ 0,13 %, 7 boomen vertoonden schijnbaar een vermindering in diameter, 4 boomen namen schijnbaar noch in dikte toe, noch af en 143 boomen vertoonden een positieven dikte-aanwas.

Het resultaat is dus veel gunstiger dan bij de hoogtemeting.

VORMGETAL.

Voor het vormgetal werd een individueele vermindering geconstateerd van 1,7 % $\pm$ 6,4 % en voor het totaal 1,7 % $\pm$ 0,5 %. Bij 89 boomen nam het vormgetal af, bij 3 bleef het constant en bij 62 nam het toe.

Bij het hooger worden der boomen neemt het borsthoogte vormgetal af, ook al verandert de vorm niet. Om deze reden klemt men voor het bepalen der echte vormgetallen niet op 1,30 M. maar op $\frac{1}{n}$ deel van de hoogte boven den grond.

AANWAS IN VOLUMEN.

Van de 154 boomen, die met hulp van de sectiemethode in 1916 en 1921 werden gekubeerd, vertoonden 16 stuks = 10,4 % een negatieven aanwas. Een resultaat, dat natuurlijk als onjuist moet worden aangezien.

Van een enkelen stam zou de aanwas schijnbaar negatief kunnen geweest zijn, doordat b.v. door storm, de top was uitgebroken, maar dan was zulks ook bij de 2e opname opgevallen.

Er moeten dus bij de opmeting fouten zijn begaan.

Van sommige boomen vallen op de meetplaatsen schilfers af en ook al heeft men de meetplaatsen door verf op de boomen gemarkeerd, de klem zal toch niet steeds zuiver op dezelfde plaats, waar deze 5 jaar geleden was aangelegd, gehouden worden.

De boomen zijn gekubeerd door ze bij 1, 3, 5 enz. Meter over 't kruis te klemmen. Nu is zulks niet geschied aan de liggende, maar aan de staande stammen, die met het klimapparaat van Revierförster Zehnpfund werden beklommen. Die diktemetingen zijn uit den aard der zaak minder betrouwbaar, dan de meting op borsthoogte, waar de opnemer in gunstiger positie kan werken.

Bij diktemetingen van den stam kan echter gerekend worden op compensatie.

AANWASPROCENTEN.

De aanwas in procenten werd op meerdere wijze berekend.

1. De boomen werden in 1916 en in 1921 gekubeerd met het inhoudstafeltje van het Afgebrande-Bosch, hetwelk in 1916 gemaakt was uit de 154 proefboomen. De zoo gevonden aanwas bedroeg 5,29 % in 5 jaar.
2. Alle boomen werden in 1916 gekubeerd met het inhoudsstaatje van het Afgebrande-Bosch van 1916.
   In 1921 werden ze gekubeerd volgens een nieuw tafeltje, dat in 1921 toen op grond van de metingsresultaten der 154 proefboomen gemaakt was. De aanwas bedroeg 5,47 % in 5 jaar.
3. In 1916 en 1921 werden de boomen gekubeerd met de inhoudstafel van het Fijnbosch te Breda. De reductiefactor werd berekend uit 10 boomen. Er werd een aanwas van 3,64 % in 5 jaar gevonden.
4. Kubeering als in 3, maar de reductiefactor werd berekend uit de 154 proefboomen. De aanwas in 5 jaar bedroeg 5,64 %.

Berekent men het aanwasprocent der 154 *proefboomen* op verschillende manieren, dan vindt men:

1. De 154 proefboomen in 1916 en 1921 gekubeerd met inhoudstafel van het Afgebrande-Bosch 1916 gaven een aanwas van 6.61 % in 5 jaar.
2. In 1916 en 1921 resp. gekubeerd met inhoudstafel 1916 en 1921 gaf een aanwas van 6,58 % in 5 jaar.
3. De aanwas van de 154 proefboomen, gekubeerd volgens inhoudstafel van het Fijnbosch te Breda met reductiefactor uit 10 boomen bedroeg 4,90 % in 5 jaar.
4. Idem met reductiefactor uit 154 boomen 6,94 %.
5. Volgens de sectiemethode toegepast op de 154 boomen in 1916 en 1921 bedroeg de aanwas 6,28 % in 5 jaar.
   De aanwas der 10 boomen, waaruit de reductiefactor berekend is, was volgens de sectiemethode 5,73 %.
   De 154 proefboomen hebben een grooteren aanwas dan 't geheele bosch. Dit is echter verklaarbaar.
6. De aanwas in cirkelvlakte van de 154 proefboomen bedroeg 5 % in 5 jaar. Van het geheele bosch 4,4 %.

Neemt men ruwweg aan, dat de aanwas in cirkelvlakte evenredig is aan den aanwas in inhoud dan is:

Aanwas % cirkelvlakte 154 boomen : Aanwas % cirkelvlakte geheele bosch = Aanwas % massa 154 boomen : Aanwas % geheele massa, of

$$5 : 4{,}4 = 6{,}28 : X$$

$$X = \frac{4{,}4 \times 6{,}28}{5} = 5{,}53\ \%.$$

CONCLUSIE'S.

Het vaststellen van den aanwas van één of van een klein aantal boomen is uiterst onzeker. Bij een groot aantal exemplaren heffen verschillende fouten elkaar min of meer op.

Theoretisch was aangetoond op pag. 88 van de vorige publicatie over het meten der boomen, dat de individueele afwijking bij het gebruik van het kubeeringsstaatje ongeveer 9 % bedraagt. Op het gemiddelde van 154 boomen dus $9\sqrt{\frac{1}{154}} = 0.73$ %. Bij den aanwas wordt dus de fout $\sqrt{0{,}73^2 + 0{,}73^2} = 1$ %. In werkelijkheid was de fout geringer. Met zekerheid is deze niet op te geven, maar langs de hier te voren vermelde wegen werd voor totale aanwas over de 5 jaar gevonden:

	GEHEELE BOSCH	154 PROEFBOOMEN
1. Volgens tafeltje Afgebr.-Bosch 1916	5,29 %	6,61 %
2. Volgens tafeltje Afgebr.-Bosch 1916 en 1921	5,47 %	6,58 %
3. Volgens tafeltje Fijnbosch met reductiefactor uit 10 boomen	3,64 %	4,90 %
4. Volgens tafeltje Fijnbosch met reductiefactor uit 154 boomen	5,64 %	6,94 %
5. Sectiemethode		6,28 %
6. Evenredigheid aanwas der cirkelvlakte	5,53 %	

Deze cijfers komen goed overeen, behalve in 3. Ook voor den aanwas der 154 boomen volgens methode 3 vond men een te laag percentage.

Berekent men den aanwas uit de 10 proefboomen, die in 1916 en 1921 volgens de sectiemethode zijn gekubeerd, dan verkrijgt men een betrouwbaar percentage (5,73 %).

Het gemiddelde van 1, 2, 4 en 5 is 5,48 $\pm$ 0,15 %. Er mag aangenomen worden, dat de aanwas in spilmassa in de 5 jarige periode bedroeg 5 à 6 %.

Blijkt het later, dat ook bij de overige proefvlakken dergelijke overeenstemmende resultaten worden verkregen, dan mag men met de methode zeer tevreden zijn.

Voorloopig is het geraden, de aanwas niet te bepalen met gebruikmaking van een reductiefactor uit een gering aantal (10) boomen. Beter is het aan te nemen, dat de reductiefactor in de 5-jarige periode niet verandert.

In dat geval vindt men voor totale aanwas in het Afgebrande-Bosch met het tafeltje Fijnbosch 5,24 %.
met het tafeltje Afgebrande-Bosch 5,29 %, terwijl uit de 10 proefboomen afgeleid wordt 5,73 %

Het werken met de tafeltjes zonder reductiefactor geschiedt evenwel veel vlugger dan het berekenen uit proefboomen, die met de sectiemethode worden gekubeerd.

De aanwas uit de 10 proefboomen, wier inhouden met de sectiemethode in 1916 en 1921 werd vastgesteld, komt goed overeen met de totale aanwas, die gevonden werd met hulp van het tafeltje voor het Afgebrande-Bosch in 1916 en met het tafeltje Fijnbosch Breda. Respectievelijk werd gevonden 5,73 — 5,29 — 5,64 %.

De mogelijkheid wordt geopend den aanwas alleen door klemming over het kruis te bepalen, en zou dit een enorm gemak zijn voor de praktijk. Zulks zou niet insluiten, dat er geen verandering in hoogte en vormgetal tijdens de onderzochte periode plaats vond, maar wel, dat deze door het kubeeringstafeltje voldoende wordt weergegeven.

Grosso modo mag beweerd worden, dat:
1e. het niet doenlijk is den aanwas van een enkelen boom met voldoenden graad van nauwkeurigheid te bepalen;
2e. dat men den totalen aanwas van een 200 à 300 boomen met hulp van een vooraf gemaakt kubeeringstafeltje kan vaststellen op $^1/_2$ % na nauwkeurig, zoo men de periode slechts op zijn minst 5 jaar lang neemt.

De berekeningen, die tot deze conclusie's hebben geleid zijn geheel zelfstandig gemaakt door de heeren Bähler en Bosman, respectievelijk technisch ambtenaar 1e klasse en amanuensis 1e klasse aan de Landbouwhoogeschool.

De gedetailleerde cijfers zijn, om drukloon te besparen, niet mede afgedrukt, maar staan ter beschikking van belangstellenden.

Wageningen, 17 Januari 1922.

ZUSAMMENFASSUNG.

Im Jahre 1916 wurden 154 Probebäume in einer Waldabteilung bei Wageningen mittelst des Sectionsverfahrens genau kubirt.

5 Jahre später wurden dieselben Bäume wiederum gemessen. Es stellte sich heraus dass die Höhe im Durchschnitt zugenommen war um 2,9 ± 0,4 %. Die mittlere Abweichung der einzelnen Stämme betrug 4,9 %.

Es waren Bäume die vor 5 Jahren eine grössere Höhe besassen als dies gegenwärtig der Fall ist.

Im Jahre 1916 wurden die Höhen nur einmal mit einem verbesserten Höhenmesser von Bose, ein sehr empfehlenswertes Instrument, ermittelt. 1921 wurde von 2 gegenübereinander gelegenen Stellen gemessen und überdess noch durch Besteigung des Stammes mittelst Stahlmessband direkt die Länge festgestellt.

Grösstenteils sind die Abweichungen dem nicht genau vertikalen Stand der Bäume zu zuschreiben.

Bei der über Kreuz Kluppirung der nummerirter Stämme fand man, dasz der Zuwachs im Diameter durchschnittlich 2,7 ± 0,13 % betrug. Der individuelle m.F. betrug 1,8 %.

Von den 154 Bäumen zeigten 143 einen positieven Zuwachs, 4 keinen und 7 einen negatieven Zuwachs.

Die letzte Absurdität ist dem Umstande zu zuschreiben, dass dann und wann Borkenschuppen abfallen und die Kluppe auch, wenn die Stellen, woran diese angelegt wurde, durch Farbe is angegeben, nie genau zum 2te Male an der selben Stelle gehalten wird. Also ist der Druck, womit die Kluppe angeschoben wird, nicht immer eben gross.

Die Formzahl nahm in der 5-jährigen Periode im Durchschnitt ab mit 1,7 ± 0,5 %, während die individuelle Abweichung (m.F.) 6,4 % betrug.

Wenn die Form der Bäume sich nicht ändert müssen beim Höherwerden der Stämme die Brusthöhenformzahlen niedriger werden.

16 Bäume zeigten einen negatieven Schaftzuwachs. Die Probestämme waren nicht umgehauen doch mit dem Kletterapparat des Revierförsters Zehnpfund bestiegen.

Eine strenge Kontrolle ist dabei schwierig.

Der Zuwachs wurde auf verschiedene Weise berechnet.

1. Die Schaftmasse aller auf der Probefläche vorhandenen Stämme wurde in 1916 und 1921 mit der selben Inhaltstabelle von 1916 kubirt *).

2. Im Jahre 1921 wurde gearbeitet mit einer neuen Inhaltstabelle, die auf Grund der letzten Sektionskubirung der 154 Probestämme zusammen gestellt war.

3. Alle Bäume wurden kubirt mit einer Inhaltstabelle welche zusammengestellt war in einer ganz anderen Waldabteilung und mit Hilfe eines Reductionsfactors berechnet aus 10 Probestämmen.

4. Ebenso wie sub 3 aber der Reductionsfactor wurde berechnet aus 154 Probestämmen.

5. Es wurde angenommen, dass der Schaftzuwachs der 154 Probe-

*) Cf. Mededeelingen der Landbouwhoogeschool 1920, Deel XVII, afl. 4 en 5.

bäume sich verhält zu demjenigen aller Bäume so wie der Kreissflächezuwachs der ersteren sich verhält zu dem der letzteren. Also:

$$5 : 4{,}4 = 6{,}28 : X$$
$$X = 5{,}53\ \%.$$

Die Resultate betrugen:

totaler Schaftzuwachs in % in 5 Jahren:

1.	5,29	4.	5,64
2.	5,47	5.	5,53
3.	3,64		

Hieraus lässt sich der Schluss ziehen dass eine Bestimmung des Reductionsfactors aus 10 Stämmen nicht zuverlässig ist; dass die Methoden 1, 2, 4 und 5 gut übereinstimmen, sodass man behaupten darf dass ihr Fehler nicht grösser als ½ % ist.

Findet man später bei der 2ten Messung der übrigen Probeflächen eine eben so gute Uebereinstimmung, so ist die Zuwachsfeststellung eine sehr einfache Sache geworden.

Es bleibt weiter nichts übrig als alle Bäumen auf der Probefläche zu nummeriren, zu markiren und über Kreuz zu kluppen. 5 Jahre später wäre die letztgenannte Arbeit zu wiederholen.

Mittelst einer Inhaltstabelle wäre die gesammte Schaftmasse leicht zu Anfang und zu Ende der Periode fest zu stellen.

DIE FARBENFAKTOREN DER SAMENSCHALE VON PHASEOLUS VULGARIS L. UND P. MULTIFLORUS WILLD.

VON

DR. M. J. SIRKS.

Schon mehrere Untersucher haben sich mit einer mehrweniger tiefgehenden Analyse beschäftigt der vielen Erbfaktoren, welche an dem Zustandekommen verschiedener Farben und Zeichnungen der Samenschale der beiden Bohnenarten *Phaseolus vulgaris* L. und *Ph. multiflorus* Willd. beteiligt sind. Diese Untersuchungen fallen, je nach dem Wege auf welchem sie vorgegangen sind, in zwei Gruppen auseinander.

Erstens kann man durch künstliche Bastardierungen zweier zu verschiedenen Rassen oder gerade zu den beiden verschiedenen Arten gehörigen Individuen und nachherfolgende Analyse der F_2- und weiterer Nachkommenschaften, sich die genotypischen Konstitutionen der beiden Eltern, oder besser die genotypischen Unterschiede welche zwischen den beiden Eltern bestehen, herausholen; in dieser Weise sind MENDEL (1865), TSCHERMAK (1901, 1902, 1904, 1912), EMERSON (1902, 1904, 1909 a und b), SHULL (1908), SHAW und NORTON (1918), TJEBBES und KOOIMAN (1919, 1921) und KOOIMAN (1920) zu der Entdeckung einiger genotypischen Verhältnisse gekommen. Aber die technische Darstellung von Bohnenhybriden ist, wie schon TSCHERMAK (1901 S. 706) bemerkte, nicht ganz leicht; nur eine relativ kleine Prozentzahl aus einer ganzen Reihe künstlicher Bastardierungen wird meistenfalls gelingen.

Deshalb sind uns auch die von anderer Seite gebotenen Resultate willkommen: die Produkte spontaner Hybridization, welche vielfach in kultivierten Bohnenrassen aufgefunden werden können, bilden ein vorzügliches Material zum Studium der Farbefaktoren. Zwar ist in diesen Fällen nur eins der Eltern, die Mutterpflanze, genau bekannt, aber vielenfalls ist die Vaterrasse auch mit einiger Wahrscheinlichkeit nachweisbar, und in anderen

ist es ganz gleichgültig, ob man die Vaterrassen mit Bestimmtheit nachweisen kann oder nicht. Denn in allen Bastardierungen, welche mit einer weisssamigen Rasse als einem der Eltern hergestellt worden sind, ist im Grunde genommen die genotypische Konstitution dieses Elters ganz unsicher, weil doch in ein und derselben weiss-samigen Bohnenrasse genotypisch sehr auseinandergehende Individuen sich vorfinden können. Der Weg, welchen man als ausgezeichnetes Hilfsmittel im Studium der Farbenfaktoren begehen kann, ist also derjenige der Analyse spontaner Bohnenbastardierungen, und dieser Weg ist auch betreten worden von KAJANUS (1914), LUNDBERG und AAKERMAN (1917), TJEBBES und KOOIMAN (1919), SIRKS (1920). Eine solche Analyse ist nur dann vollständig, wenn sämtliche Samen der aus spontaner Bastardierung hervorgegangenen F_1-Pflanze zur Verfügung stehen und also die *ganze* F_2- und weitere Generationen gezüchtet werden können; von den genannten Autoren haben nur LUNDBERG und AAKERMAN und ich in dieser Weise gearbeitet, während sowohl KAJANUS wie TJEBBES und KOOIMAN ihr Material aus einem einzigen Samen mit von der Rasse abweichender Samenfarbe ableiteten. Dieser Samen war selbstverständlich auf einer F_1-Pflanze gebildet, der darin enthaltene Embryo also ein F_2-Individuum. Darin braucht zwar kein prinzipieller Untersuchungsfehler zu liegen, umsomehr die kleine Zahl der F_2-Individuën nur in ganz einfachen Fällen eine erschöpfende Analyse ermöglicht, aber trotzdem kann aus dieser letzten Arbeitsweise eine nicht zu unterschätzende Schwierigkeit erfolgen. Erstens kann eine solche F_3-Nachkommenschaft ganz einheitlich sein, und dann ist dieselbe für ein Studium der Vererbungstatsachen beider Elternrassen bedeutungslos, und ausserdem wird meistenfalls ein F_2-*Individuum* nicht die ganze Menge Erbfaktoren zur Verfügung haben, welche in einer F_1-Pflanze, also in einer F_2-*Generation* vorhanden sein können. Ja es kann sogar der Fall auftreten, dass der untersuchte Teil der F_3-Generation gar keinen Faktor der bekannten Mutterrasse mehr besitzt, und deshalb die Analyse dieses Teils irreführend ist. Jedenfalls wird es erwünscht sein, wenn es nur einigermassen verwirklicht werden kann, die *ganze* F_2-*Generation* zu züchten und von sämtlichen F_2-Individuen die weiteren Nachkommen zu erhalten, damit das Untersuchungsmaterial so vollständig wie möglich sei.

Im Folgenden wird versucht werden, die Farbenfaktoren, welche in der Samenschale von *Phaseolus vulgaris* und *Ph. multiflorus* ihre Wirkung zur Äusserung bringen, mit Hilfe der vorliegenden Litteratur sowie neuer Ergebnisse festzustellen.

Die bisherige Litteratur wird geordnet werden nach den darin nachgewiesenen Faktoren oder Faktorenpaaren; die neueren Ergebnisse eigener Untersuchungen nach den künstlichen oder spontanen Bastardierungen, welche zu diesen Ergebnissen geführt haben.

BISHERIGE LITTERATUR.

a. PHASEOLUS VULGARIS.

Schon in seiner klassischen Arbeit (1865) hat MENDEL eine kleine Mitteilung eingeschaltet über die Ergebnisse einer Bastardierung von *Ph. vulgaris* (*Ph. nanus* L.) als Mutter und *Ph. multiflorus* Willd. als Vater. Die erstgenannte Art hatte weisse Samen, die Vaterpflanze Samen, welche auf pfirsichrotem Grunde schwarz gefleckt und geflammt waren. Die Samen der Bastardpflanze waren denjenigen der *Ph. multiflorus* ähnlich; in der F_2-Generation trat neben 30 gefärbtsamigen, 1 weissamige Pflanze auf und dieses Verhältnis (30 farbige : 1 weisse) genügte dem genialen MENDEL das Prinzip der Polymerie hieraus zu erkennen; „wenn man voraussetzen dürfte, dass die Blumen- und Samenfarbe des *Ph. multiflorus* aus zwei oder mehreren ganz selbständigen Farben zusammengesetzt sei, die sich einzeln ebenso verhalten, wie jedes andere constante Merkmal an der Pflanze". Zu weiteren Schlussfolgerungen genügte aber das ziemlich spärliche Material MENDELS nicht.

In den ersten Jahren nach dem Wendepunkt des Mendelismus war es vor allen TSCHERMAK, der in einer Reihe von Arbeiten Zahlenverhältnisse aus seinen Bohnenbastardierungen zu erhalten versuchte. Seine erste Arbeit (1901) über Bohnen bezog sich nur auf die F_1-Generationen und die daraus zu schliessende „Wertigkeit" der Merkmale, in welchen beide Elternrassen verschieden waren; die Weiterzucht der zweiten Generation wurde in 1902 verarbeitet und dabei die ersten Spaltungsverhältnisse beobachtet. Zusammenfassend hat TSCHERMAK darüber in 1904 and 1912 berichtet: bezüglich des Merkmalpaares der Samenschale „pigmentiert-weiss" bestätigten seine Ergebnisse an einem grossen Material — und zwar sowohl für die einzelnen Mischlingsgenerationen wie für deren Zusammenfassung — das Mendelsche Spaltungsverhältnis 3 : 1. Denn er fand in einigen F_2-Generationen nach pigmentiert-weiss Bastardierungen 488 pigmentierte: 161 weisse, in den p.-w.-spaltenden F_3-Familien 596 p. : 177 w., und in den p.-w.-spaltenden F_4-Familien 226

p.-78 w., insgesamt also 1310 pigmentierte: 416 weisse, oder 3.15 : 1. TSCHERMAK nennt 1912 diesen „chromogenen Grundfaktor", ohne welchen eine jede Samenschale ungeachtet der An- oder Abwesenheit anderer Farbenfaktoren, weiss = unpigmentiert ist, A. Und EMERSON hat in seinen Arbeiten (1902, 1904, 1909 a und b), welche damals eine ausgezeichnete Parallele zu den Untersuchungen TSCHERMAKS bildeten, ähnliche Ergebnisse erhalten. Pigmentiert-weiss-Bastardierung in *Phaseolus vulgaris* ergab in seinen Zuchten in F_1 immer pigmentiert, in F_2 280 mit und 111 ohne Pigment, in spaltenden F_3-Familien 191 pigmentierte: 70 weisse Individuen. Also ungefähr ein 3 :1-Verhältnis, auf Grund dessen EMERSON auch schliesst zu einem Faktorenpaar P—p, wobei die Anwesenheit von P pigmentierte, ihre Abwesenheit p pigmentlose Samenschale hervorruft. Dieser Faktor wurde auch von SHULL, SHAW und NORTON und mir als P gedeutet; von TJEBBES und KOOIMAN (1919) als F und von KOOIMAN (1920) als A. Bezüglich ihrer Abwesenheit sind die Autoren einer Meinung; ob aber ihre Anwesenheit an sich ohne weitere Farbenfaktoren schon eine Wirkung ausübt is noch nicht ganz sichergestellt. TSCHERMAK (1912) nennt seinen chromogenen Grundfaktor A verantwortlich für das Zustandekommen einer lichtbraunen Färbung (wie seine lichtbraune Rasse „Non plus ultra" mit der Formel A b c m) während EMERSON (1909 S. 100) der entgegengesetzten Meinung ist: Kreuzung zweier pigmentierten Bohnen, sagt er, welche keine Farbe gemeinsam haben, soll eine gewisse Prozentzahl weissamiger F_2-Individuen hervorbringen, weil in diesen Fällen die weisse Farbe der Abwesenheit sämtlicher das Pigment modifizierenden Faktoren zugeschrieben werden darf statt der Abwesenheit des Pigmentfaktors selber. Kreuzung einer derartig produzierten weissen Bohne mit einer ohne Pigmentfaktor aber mit modifizierenden Faktoren, soll dann eine gefärbte F_1-Generation ergeben. Und tatsächlich haben SHAW und NORTON (1918 S. 65) aus der Bastardierung zweier Weissen (Davis Wax × Michigan White Wax) eine gefärbte Nachkommenschaft erhalten. Leider haben sie m.W. keine weiteren Mitteilungen über die daraus gezüchteten Nachkommenschaften veröffentlicht. Die Existenz zweier Typen von weisssamigen Rassen hat als notwendige Folge, dass nicht eine jede F_2 nach Bastardierung weiss × gefärbt in 3 : 1 spalten wird: wenn das weisse (p) Elter nicht alle weiteren Farbenfaktoren mit dem gefärbten gemein hat, so kann die Spaltung in F_2 variïeren von 2.4 : 1 bis 3 : 1, je nachdem wenige oder mehrere Faktoren in beiden Eltern vorhanden sind (P a B × p A b z.B. wird in F_2 spalten nach

45 gefärbt: 19 weiss). Weisse Bohnen, welchen Pigment sowie Farbe-ändernde Faktoren fehlen, geben nach Kreuzung mit gefärbten, Spaltungen zwischen 1.3 gefärbt: 1 weiss und 3 g : 1 w (z. B. P A × p a gibt in F_2 9 pigmentiert: 7 weiss), und schliesslich fällt die Spaltung nach Bastardierung einer weissen, welche wohl den Pigmentfaktor, aber keine anderen Faktoren besitzt, mit einer gefärbten Bohne Spaltungen, welche zwischen ∞ : 1 und 3 : 1 liegen, und wo die Spaltungszahl der Zahl der Farbefaktoren gemäss sich nach dem Polymerie-schema 3 : 1, 15 : 1, 63 : 1 usw. steigert.

2. Als zweites Merkmal, welches schon von Tschermak und später von anderen Untersuchern studiert wurde, darf die Marmorierung genannt werden. Dabei trat bald ein prinzipieller Gegensatz hervor, welche zwei Typen von Marmorierung von einander trennt. In Bastardierungen zwischen Bohnen, welche marmorierte Samen als Rassenmerkmal zeigen und einfarbigen, tritt die Marmorierung als völlig dominant auf, mit einer Spaltung in der F_2-Generation von 3 : 1 (Tschermak 58 : 20, Emerson 331 : 124, Tjebbes und Kooiman 69 : 22, 130 : 51 u. A.). Aber neben dieser dominanten und als konstantes Rassenmerkmal verwirklichten Marmorierung begegnete Tschermak schon in seinen ersten Bastardierungen ein anderes Vererbungsverhältnis der Scheckzeichnung: falls die Marmorierung in den F_1-Individuen aus Kreuzungen pigmentiert × weiss als Kreuzungsnovum aufgetreten war, verhielt sich die Spaltung in den weiteren Generationen nach 1 : 1, u.zw. fand er in den F_2-Generationen 284 marmoriert: 263 gleichfarbig, in F_3-Familien 218 m : 234 g und in F_4-Familien 91 m : 93 g, oder zusammen 593 marmoriert: 590 gleichfarbig. In den weiteren Zuchten zeigte sich jetzt keine einzige marmoriertsamige Pflanze als konstant; sämtliche aus marmorierten F_2-Individuen gezüchteten Familien spalteten nach 1 marmoriert: 1 gleichfarbig. Traten daneben noch weisse Deszendenten auf, dann war das beobachtete Verhältnis 6 marm. : 6 gleichf. : 4 weiss. Ausserdem wurde diese inkonstante Marmorierung erhalten nach Kreuzung zweier gleichfarbigen Individuen, wie (Tschermak 1904 S. 34 d. S.-A.) der gleichmässig schwarzen Rasse „Schwarzer Neger" mit der licht gelbbraunen „Hundert fur Eine". Auch Shaw und Norton (1918 S. 71) haben in ihren Kreuzungen zwischen „Blue Pod Butter" mit gelbbrauner Samenfarbe und mehreren gleichfarbigen Rassen immer marmorierte Nachkommen erhalten, welche in F_2 nach 1 : 1 spalteten (z. B. 237 m : 239 g.).

Demgegenüber fand Kooiman (1920 S. 36 ff.) dass nicht alle

F_3-Familien aus marmoriertsamigen F_2-Pflanzen diese selbe 1 : 1-Spaltung zeigen. Während die F_2-Generation in 75 marmoriert: 71 gleichfarbig spaltete, gab es unter den F_3-Familien eine beträchtliche Zahl, welche nach 2 : 1 (46 : 26, 133 : 70) spaltete, also Marmorierte mit $66^2/_3$ % des Ganzen; in anderen F_3-Familien war das Prozent Marmoriertsamige 53.3 %, und in noch anderen 50 %.

Die Interpretierung dieser Ergebnisse hat schon manche Wandlung durchgemacht. Im Anfang wurden beide Typen von Marmorierung: konstante und immerspaltende von TSCHERMAK scharf getrennt gehalten; der erstgenannte Typus wurde von einem sofort sichtbaren Mendelfaktor verursacht; der zweite war eine fortwährend spaltende Eigenschaft, hervorgerufen aus einem Zustand der Latenz, in welchem sie sich in der gleichfarbigen Rasse befand. SHULL hat dann (1908) den Marmorierungsfaktor als in der weissen Rasse latent angenommen; und dieser Faktor M kann sich nur in heterozyotischem Zustande äussern; M M und m m-Individuen würden gleichfarbig, M m-Bohnen marmoriert sein. Die konstante Marmorierung würde dann auch von einem speziellen Faktor hervorgerufen werden. EMERSON hatte sich anfänglich dieser Hypothese SHULLS angeschlossen; er gibt aber später (1909 b.) einer andern, welche ihm von SPILLMAN vorgeschlagen worden war, den Vorzug. SPILLMAN meint, dass die konstant-marmorierten Rassen zwei absolut gekoppelte Faktoren besitzen, welche in den Keimzellen immer zusammenbleiben; dan konnte es drei Formen von unmarmorierten Bohnen geben; eine, welcher der eine Faktor fehlt, eine zweite ohne den andern der beiden Faktoren und als dritte Form eine Pflanze, welche beide Faktoren vermisst. Sagen wir mit EMERSON, diese Faktoren sind Y und Z, dann gibt es 4 Typen gefärbter und 4 Typen weisser Bohnen u.zw.

1. P YZ = marmoriert.
2. P Yz = gleichfarbig mit einem Marmorierungsfaktor in Latenz.
3. P yZ = gleichfarbig mit anderm Marmorierungsfaktor latent.
4. P yz = gleichfarbig, ohne latente Faktoren.
5. p YZ = weiss, mit beiden Marmorierungsfaktoren latent.
6. p Yz = weiss, mit einem Marmorierungsfaktor latent.
7. p yZ = weiss, mit anderm Marmorierungsfaktor latent.
8. p yz = weiss, ohne latente Faktoren.

Auf Grund dieser Hypothese SPILLMAN's werden also die beiden Marmorierungstypen zusammengefügt: der eine sei fortwährend im Besitze der beiden festverkoppelten Faktoren

X und Y, deren Zusammenwirkung die Marmorierung hervorruft und lässt diese beiden Faktoren in Bastardierungen als einen einzigen dominanten auftreten; der andere, inkonstante Marmorierungstypus kommt zustande nach einer Kreuzung zweier einfarbigen Rassen (oder einer einfarbigen mit einer weissen Rasse), deren jede einen oder den andern der Faktoren X und Y besitzen. EMERSON betont nicht besonders die diesenfalls hervortretende absolute Abstossung dieser beiden Faktoren, welche Annahme aber notwendig ist, wenn man die Zahlenverhältnisse der F_2 (1 : 2 : 1) erklären will. Übrigens liegt, mit Hinsicht auf die in der Litteratur bekannten Fälle der Koppelung und der Abstossung, darin nichts Befremdendes.

Dieser an sich ganz plausibelen Hypothese gegenüber hat KOOIMAN (1920) nun die Einwendung gemacht, dass sie nicht die von ihm in einigen F_3-Familien erhaltenen Zahlen (von den gefärbten waren bisweilen 66.6 % Marmoriertsamige und 53.3% Marmoriertsamige) erklären kann. Das erstgenannte Zahlenverhältnis trat hervor in Familien, welche ziemlich viele weisssamige Pflanzen lieferten: das Verhältnis war dann ungefähr 1 Gleichfarbige : 2 Marmoriertsamige : 1 Weisse. Die Familien mit 53.3 % Marmoriertsamigen spalteten dann nach 8 Marmorierte: 7 Gleichfarbige: 1 Weisse. Auf Grund dieser Ergebnisse erachtet KOOIMAN die Hypothese als angebracht, dass die Marmorierung von einem chromogenen Faktor in heterozygotischer Lage hervorgerufen wird. Er meint A sei der Grundfaktor des Pigments, welcher an sich die Samenschale farblos lässt, sowie dies auch immer der Fall ist wenn A fehlt, ungeachtet der Anwesenheit anderer Faktoren. Ein chromogener Faktor B, verursacht in Zusammenwirkung mit A Färbung der ganzen Samenschale, den schmalen Nabelring ausgenommen. A und B zusammen färben die Samenschale licht zitronengelb. Dieser chromogene Faktor B nun würde nach KOOIMAN in heterozygotischem Zustande immer Marmorierung hervorrufen. F_2-Generationen einer Hybride A A B b fallen dann in drei Gruppen 1 A A B B : 2 A A B b : 1 A A b b auseinander, also: 1 gleichfarbig: 2 marmoriert: 1 weiss, also $66^2/_3$ % der gefärbten wären marmoriert. Die Spaltungen einer A A B b C c-Hybride, worin C zusammen mit A die ganze Samenschale färbt, also mit Einschluss des Nabelringes, ergeben dann: 1 A A B B C C : 2 A A B B C c : 1 A A B B c c : 2 A A B b C C : 4 A A B b C c : 2 A A B b c c : 1 A A b b C C : 1 A A b b C c : 1 A A b b c c; von diesen 16 Kombinationen sind 8 marmoriert (alle mit B b) 7 gleichfarbig und 1 (die letzte) weiss; also ein Verhältnis marmoriert: gleichfarbig 8 : 7, oder 53.3 % marmoriert. Auf

Grund dieser Ergebnisse glaubt KOOIMAN auch den Faktor für konstante Marmorierung als ganz selbständig betrachten zu dürfen, den er M nennt. Dieser Faktor wäre dominant über Gleichfarbigkeit mit einer F_2-Spaltung nach 3 : 1.

Neben Marmorierung kommt dann noch in einigen Rassen eine anscheinend ganz andere Farbenverteilung vor: eine Streifung, welche die Farbe meistens in langen Streifen, von dem Nabel als Zentrum beherrscht, hervortreten lässt. Auch der für diese spezielle Zeichnung verantwortlich zu stellende Faktor ist ein dominanter, meistens als S gedeuteter mit monohybrider Spaltung auftretender Verteilungsfaktor. Der Faktor S sei nach TSCHERMAK hypostatisch zum Marmorierungsfaktor M.

Schliesslich seien neben diesem Verteilungsfaktor noch die Faktoren, welche Äugung hervorrufen, genannt. Diese eigentümliche Farbenverbreitung wurde besonders von EMERSON studiert: aus seinen Spaltungsbeobachtungen leitete er erstens die Existenz eines Faktorenpaares T—t her; T verursacht Ausbreitung der Farbe auf die ganze Samenschale (Totality); in t-Individuen ist diese Farbe zu einem ziemlich kleinen scharf umgrenzten Gebiete um den Nabel herum, als Pigmentauge, beschränkt. Bei Dominanz der Ganzfärbigkeit in F_1 ergaben die F_2 und die spaltenden F_3-Familien eine monohybride 3 : 1-Spaltung. Bezüglich dieses T-Faktors bemerkt EMERSON, dass derselbe latent in weisssamigen Bohnenrassen vorhanden sein kann. Demzufolge gibt es, mit Rücksicht auf die Faktoren P und T vier Genotypen: P T = ganzgefärbt, P t = geäugt-gefärbt, p T = weiss, aber mit latenter Ausbreitungsanlage und p t = weiss, ohne Ausbreitungsanlage.

Selbstverständlich wird es auch möglich sein, nach EMERSON (1909 b. S. 78), dass mehrere Faktoren sich an der Pigmentausbreitung beteiligen, namentlich neben P—p und T—t, noch E und e, wovon das letztgenannte Paar die An- oder Abwesenheit der teilweisen (geäugten) Pigmentierung verursacht. Diesenfalls würden acht verschiedene Kombinationen verwirklicht werden können: (1) P T E, (2) P T e, (3) P t E, (4) P t e, (5) p T E, (6) p T e, (7) p t E, und (8) p t e. Ganzfärbung würde dann von 1 oder 2 gezeigt werden (E wird hypostatisch zu T angenommen), geäugte Bohnen in 3, und weisse Bohnen können eine der Formeln 4—8 als genotypische Konstitution haben. Auch steht noch die Möglichkeit offen, dass verschiedene Faktoren (E′, E″) für die unterscheidbaren Typen der Pigmentausdehnung wirksam sind. Denn es gibt Bohnenrassen, welche innerhalb der engen Fluktuationsgrenzen, das Pigment auf einen ganz kleinen Fleck um den Nabel herum

beschränkt zeigen, während in anderen Rassen die Verbreitung des Pigments ein Drittel oder mehr der ganzen Samenschale überdeckt. Und diese Pigmentausbreitung ist für die betroffene Rasse charakteristisch.

Nebenbei sei bemerkt, dass ein ähnlicher Faktor für Äugung nicht nur in der Samenschale von *Phaseolus vulgaris* arbeitet, sondern auch in den Samen von *Vigna sinensis*, der Küherbse oder Langbohne, welche daraufhin von SPILLMAN (1913), MANN (1914) und HARLAND (1919) untersucht worden ist.

Die weiteren Faktoren, welche in den bisherigen Untersuchungen aufgefunden worden sind, beziehen sich auf die verschiedenen Farben und Farbstufen, welche der Samenschale von *Phaseolus vulgaris* ihr charakteristisches Aussehen geben. Schon TSCHERMAK hat in seinen ersten Arbeiten versucht, eine weitere Aufteilung der beiden Gruppen gefärbtsamiger Pflanzen zu bilden: die Marmorierten zeigten drei Farbunterschiede: schwarz, violett und braun, und diese drei Gruppen traten in einem Verhältnis von 9 : 3 : 4 auf (92 schwarzmarm., 33 violettmarm. und 38 braunmarm., also genau 9 : 3.23 : 3.72); die Gleichfarbigen ergaben aber ein ganz verkehrtes Verhältnis 4 Schwarze : 3 Violette : 9 Braune (39 schwarzgleichfarbig, 27 violettgleichf. und 101 braungleichf., oder genau 4 : 2.77 : 10.36). In Form einer Tabelle war also TSCHERMAKS Ergebnis das nachfolgende:

Pigmentiert 3	:	Weiss 1.
Marmoriert 1	:	Gleichfarbig 1.
S.M. 9 : V.M. 3 : B.M. 4		S G. 4 : V.G. 3 : B.G. 9.

Eine weitere Aufteilung der Farben in Gruppen führte zu mancherlei Schwierigkeiten und Unsicherheit betreffs der Durchführung: einzelne Verhältnisse (braunmarmoriert: gelbmarmoriert und reinschwarz: braunschwarz) wiesen deutlich auf eine Mendelsche Relation 3 : 1 hin (30 : 8 und 29 : 10); in anderen Fällen waren aber die Spaltungsverhältnisse weniger deutlich. Zur Erklärung dieser Spaltungen hat TSCHERMAK die Existenz zweier Farbenfaktoren neben dem Grundfaktor A, welcher an sich für Pigmentierung verantwortlich gestellt werden darf, angenommen, u.zw. B, welcher Faktor violette Farbe hervorruft, und C, der mit A die Samenschale gelbbraun färbt; B und C zusammen unter Mitarbeit des A würden dann schwarze Farbe bilden. Der Faktor B kann dann, nach TSCHERMAK, noch in zwei Komponenten B_1 und B_2 gegliedert werden, wovon $B_1 B_2$ und $B_1 b_2$ violette Farbe, $b_1 B_2$ eine rote Farbe bildet.

EMERSON hat, SHULL nachfolgend, vier das Pigment ändernde Faktoren angenommen u.zw. O, welcher gelb in oranienbraun, D, der oranienbraun in dunkelbraun und B, der dunkelbraun in

schwarz umbildet; R, ein Faktor welcher rote Farbe hervorruft, ist hypostatisch zu oranienbraun, dieser wieder zu den andern u.s.w. Später sind dann die Mitteilungen Kajanus (1914) gefolgt, welche nicht zur Aufstellung genotypischer Faktoren führten; wohl aber die Beobachtungen von Lundberg und Aakerman (1917): Faktor G löst eine gelbbraune Farbe aus, Faktor C verursacht eine schokoladenfarbige Samenschale, und durch deren Zusammenwirken wird die Samenschale dunkelbraun; c c g g heisst also gelbweiss, c c G G gelbbraun, C C g g schokoladenfarbig und C C G G dunkelbraun. Beide Faktoren spalten unabhängig, mit einem F_2-Verhältnis von 9 : 3 : 3 : 1.

Eine ausführliche Untersuchung am Massachusetts Exper. Station hat dann Shaw und Norton (1918) instand gesetzt, mehrere Farbenfaktoren zu erkennen: neben P, dem Grundfaktor für Pigmentation, würden zwei modifizierende Faktoren, M und M^1, zur weiteren Farbenbildung Anlass geben; der erste, M, gibt dann die Bohnen der gelb-schwarzen, M^1 diejenigen der roten Reihe. Diese Faktoren bilden in der Meinung der Verf. Enzymen, welche zur Farbenproduktion unbedingt notwendig sind. Weiter haben Verf. als Faktoren gefunden G (schwarz), F (kaffeebraun), C (gelb), E (dunkelrot), D (hellrot) und in einer Rasse (Creaseback) noch einen speziellen Schwarzfaktor, X.

Auch seien noch die Arbeiten Tjebbes und Kooimans erwähnt, welche zur Feststellung einiger Farbenfaktoren führten. In der ersten Arbeit welche die Verf. über ihre Bohnenstudien veröffentlichten (1919) wurde einerseits die Bastardierung einer gewöhnlichen gelbbraunen Rasse mit einer violettgestreiften verfolgt: die Formel der ersten Rasse soll F F B B s s gewesen sein, (F als Grundfaktor für Pigment, B als Farbenbildungsfaktor), die Formel der violettgestreiften Prager Buschbohne würde dann F F B B S S sein und S ein Faktor, welcher nicht nur die Entwicklung der braunen Farbe an bestimmten Stellen hemmen kann, sondern auch das restierende Braun in Purpur verwandelt. Später (1921) haben Verf. ihre Meinung bezüglich der Arbeitsweise dieser Faktoren dahin geändert: der Faktor S soll nicht auf B in der beschriebenen Weise einwirken doch schon an sich eine stellenweise beschränkte violette Farbe hervorrufen; B, der Braunfaktor und S, der Faktor für violette Streifen, würden dann unter sich eine absolute Abstossung zeigen. Weiterhin fanden Tjebbes und Kooiman noch die Faktoren Z (Schwarzfärbung), Bl (Blaufärbung) und V (korrosiver Faktor, welcher eine konstant zu erwirklichende Marmorierung und ausserdem Farbenaufhellung hervorruft).

Die Analyse einer spontan entstandenen Hybride gab mir (1920) Anlass, zur Existenz der nachstehenden Faktoren zu schliessen: P Grundfaktor für Farbe, welcher Faktor an sich eine gelbweisse Farbe hervorrufen soll; G der Faktor für gelbbraune Farbe; L ein Faktor für dunkelbraun; V ein Faktor für violette Farbe, welcher zum Faktor L sich als hypostatisch verhält; Gr ein Faktor, welcher den schon vorhandenen Farben einen grauen Anflug verleiht; B als Faktor, der violett in blau umbildet und S ein Streifenfaktor, welcher auf die blauen, violetten und grauen Farben verteilend einwirkt. Eine Koppelung wurde vermutet zwischen P, V und S und zwischen G, L, B und S.

Und schliesslich hat noch KOOIMAN (1920) andere Faktoren in der Samenschale der Rassen von *Phaseolus vulgaris* angenommen: A als Grundfaktor für Farbstoffbildung, an sich farblos; B ein Faktor, welcher nur zusammenwirkend mit A die ganze Samenschale gefärbt erscheinen lässt, mit Ausnahme eines ungefärbten Saumes um den Nabel herum, A B-Bohnen sind zitronengelb; C ist ein Faktor, der in Zusammenwirkung mit A die ganze Samenschale (mit Einschluss des Nabelrings) färbt; während D bei Anwesenheit des Faktors A und Abwesenheit der beiden andern nur den schmalen Nabelring färbt und im Übrigen nur eine feine graue Punktierung hervorruft. Ausserdem sollen dann nach KOOIMAN noch weitere Verstärkungsfaktoren ihren Einfluss ausüben können; zwei besonders konnte er auffinden: E, der im allgemeinen die Intensität der braunen Farbe beeinflusst, und F, der einen grauen oder violetten Anflug hervorrufen soll. Der genannte Faktor B soll dann nach KOOIMAN in heterozygotischem Zustande die nicht konstant zu erhaltene Marmorierung verursachen.

b. PHASEOLUS MULTIFLORUS.

Die Angaben bezüglich der Farbenfaktoren der Feuerbohne liegen in der Litteratur viel spärlicher und verwickelter vor, als dies für *Ph. vulgaris* der Fall ist. Neben Mitteilungen von FERMOND und KÖRNICKE (von FRUWIRTH 1919 S. 189 zitiert) steht eine von REINKE (1915) beschriebene Beobachtung, derzufolge die weisse Samenfarbe über gefärbte dominieren soll; weil aber *Ph. multiflorus* in weit stärkerm Grade Fremdbefruchter ist als die gewöhnliche Fisole, so kann man nicht umhin, schon im Voraus derartigen Beobachtungen gegenüber mehr weniger Skepsis zu hegen. Weitere Ergebnisse sind nur die schon erwähnten Mitteilungen MENDELS, einige von TSCHERMAK

(1912. S. 223) erhaltene Spaltungszahlen, „denen zufolge ein Teil der gleichmässig pigmentierten F_2- und F_3-Individuen noch in marmorierte und in gleichmässig gefärbte spaltet, und zwar anscheinend im Verhältnis 3 : 1, ferner aus den Braunmarmorierten in gewissen Fällen noch Schwarzmarmorierte, Schwarzgleichfarbige und Violettgleichfarbige, ebenso aus den Violettgleichfarbigen noch Schwarzgleichfarbige hervorgehen sollen" aber auch gefärbte Samenschale über weiss dominiert und schliesslich eine kurze Erwähnung von Tjebbes und Kooiman (1919. S. 334), dass eine konstant marmorierte *Ph. multiflorus* (schwarzmarmoriert auf lilafarbigem Grunde) mit weissamiger *Ph. vulgaris* bastardiert in der F_2 u. A. konstantmarmorierte Nachkommen liefert, und ausserdem in diesem Marmorierungsfaktor heterozygotische Individuen neben Gleichfarbigen, welche eine Spaltung in 3 Gleichfarbig: 1 marmoriert zeigen.

In dieser ziemlich verwickelten und unklaren Sachlage bezüglich der genotypischen Farbenfaktoren beider Bohnenarten erschien es angebracht, auf diesem Gebiete womöglichst viele und genaue Zahlen zu sammeln, welche in dem Nachfolgenden Ausarbeitung finden.

EIGENE UNTERSUCHUNGEN.

a. PHASEOLUS VULGARIS.

Das im Vorliegenden bearbeitete Material stammte z. T. aus künstlichen Kreuzungen, zum weitaus grössten Teil aber von aus spontanen Bastardierungen hervorgegangenen F_1-Pflanzen. Im ersten Fall konnten also sehr leicht die *ganzen* F_2-Generationen gezüchtet werden; auch in den Fällen spontaner Bastardierungen wurde vom Anfang her die *ganze* Nachkommenschaft einer F_1-Pflanze weitergebaut. Einen Teil der gezüchteten Bastarde verdanke ich der Hilfe Anderer: für die freundliche Überlassung von Material bin ich den Herren C. J. Droogendijk (Haag), J. D. Koeslag (Wageningen), Prof. H. Mayer Gmelin (Wageningen) und N. Raap (Anna Paulowna N.-H.) grossen Dank verschuldet.

Die reinen Rassen, welche zu den Bastardierungen verwendet wurden, waren die nachfolgenden:

1. witte boonen, mit glänzend-weisser Samenschale, völlig ohne Nabelring;
2. citroenboonen, zitronenfarbig, ohne gefärbten Nabelring,

bisweilen nur um den Nabel herum etwas blau angelaufen (Taf. II. Fig. 22);

3. wagenaars, sofort nach der Ernte zitronenfarbig mit braunem Ring um den Nabel, bald aber mehr ins Graue übergehend und schliesslich (nach einem Jahre im Licht aufbewahrt) ganz lichtgelbbraun gefärbt (Taf. II. Fig. 18);
4. bruine boonen (Taf. II. Fig. 25), schon von der Reife her gelbbraun gefärbt (eigentlich wurden noch drei verschiedene Rassen benutzt, welche sich aber in ihrer genotypischen Anlage für die Farbe der Samenschale identisch verhielten);
5. rotjesboonen, eine Rasse mit graubrauner Samenfarbe, welche bei genauer Untersuchung nicht immer ganz einheitlich erschien: ein dunkler graubraun gefärbter (Taf. II, Fig. 23) und heller graubrauner Typus (Fig. 24);
6. zwarte boonen, mit einer tiefschwarzen Samenschale (Taf. II, Fig. 16);
7. kievitsstamboonen, mit konstant rotvioletter Marmorierung auf gelbweissgefärbtem Grunde (Taf. II, Fig. 21).

Selbstverständlich waren nur in den Fällen künstlicher Bastardierung die beiden Eltern mit Sicherheit bekannt; viele spontane Hybriden gaben aber in ihren Nachkommenschaften Spaltungsverhältnisse, welche denen gewisser künstlichen völlig parallel gingen und demnach mit grösster Wahrscheinlichkeit eine bestimmte der gezüchteten Rassen als Vaterrasse erkennen liessen. In diesen letztgenannten Fällen sind die Ergebnisse immer mit denjenigen künstlicher Bastardierungen zusammengestellt worden.

1. Bastardierung Citroenboon × Wagenaar.

Der genannte Bastard zeigte völlige Dominanz der Wagenaarfarbe; also braunen Nabelring und zudem baldige Verfärbung der übrigen Samenschale. Es wurden davon zwei Familien nach künstlicher und eine nach spontaner Bastardierung untersucht; in allen Bastarden war die Citroen die ursprüngliche Mutter.

Die Spaltungen in den F_2-Familien ergaben folgende Zahlenverhältnisse:

	Wagenaartypus	Citroentypus	Total	Auf 4 berechnet
997 künstl. Bast.	33	8	41	3.21 : 0.79
1033 künstl. Bast.	25	9	34	2.99 : 1.01
1034 spont. Bast..	41	13	54	3.03 : 0.97
Totalzahlen	99	30	129	3.06 : 0.94

Also ein vorzüglicher Nachweis einer monohybriden Spaltung; der Unterschied zwischen beiden Rassen beruht auf einem Faktor, mutmasslich dem von KOOIMAN mit D bezeichneten Faktor.

2. Bastardierung Wagenaar × Bruine.

Auch hier liegt in den von mir beobachteten Fällen völlige Dominanz der gelbbraunen Farbe über die gelbe braunnabelige vor. Die F_1-Pflanzen hatten immer die Samenfarbe der „Bruine". Gezüchtet wurde eine Familie aus künstlicher Bastardierung hervorgegangen (vom Herrn C. J. DROOGENDIJK als F_2-Samen mir zur Bearbeitung überlassen) und eine aus spontaner Hybridisation der Wagenaar-Mutterrasse. Aus der erstgenannten Bastardierung wurden auch noch spaltende F_3-Familien gezüchtet, welche in unterstehender Tabelle eingeschlossen worden sind:

		Bruine	Wagenaar	Total	Auf 4 berechnet
	Künstl. Bast. F_2	8	2	10	3.20 : 0.80
1920. 763.	F_3	33	9	42	3.14 : 0.86
764.	F_3	38	10	48	3.17 : 0.83
767.	F_3	61	26	87	2.80 : 1.20
768.	F_3	33	12	45	2.93 : 1.07
769.	F_3	35	8	43	3.25 : 0.75
1921. 1038.	Spont. Bast. F_2	32	10	42	3.04 : 0.96
	Totalzahlen	240	77	317	3.02 : 0.98

Die übrigen 3 F_3-Nachkommenschaften der braunen F_2-Individuen aus künstlicher Bastardierung hervorgegangen, enthielten nur braunsamige Pflanzen (34, 23 und 46); die beiden Wagenaar-F_2-Individuen ergaben neben 33 und 40 Wagenaar-Nachkommen eine einzige braunsamige Pflanze, welche wieder eine neue spontane Hybride war.

Die Spaltungszahlen gestatten wohl nur auf einen monohybriden Unterschiedsfaktor zwischen beiden Rassen zu schliessen, wahrscheinlich den von mir früher G, von KOOIMAN C gedeuteten Faktor.

3. Bastardierung Citroen × Bruine.

Auf Grund der in den vorhergehenden Bastardierungen erhaltenen Ergebnisse, würde man nach Bastardierung Citroen ×

Bruine eine dihybride Spaltung erwarten nach dem Schema 12 braune: 3 wagenaar: 1 citroen, weil doch nach KOOIMAN der Faktor C (für braune Samenschale und braunen Nabelring) den Faktor D (nur für braunen Nabelring) überdecken soll, also die CD-Individuen den C d-Individuen phaenotypisch ähnlich sein würden. In den beobachteten Spaltungen traten aber ganz andere Verhältnisse hervor: entweder gab die F_2 eine glatte monohybride Spaltung 3 braune: 1 zitronenfarbige, oder auch umfasste die F_2 wirklich die drei phaenotypischen Gruppen braun, Wagenaar und citroen, jedoch in ganz anderen Zahlen, als dem erwarteten 12 : 3 : 1 — Verhältnis entsprechen. Die beiden Gruppen von F_2-Familien seien hier gesondert zusammengestellt:

Monohybride Spaltung.

	Bruine	Citroen	Total	Auf 4 berechnet
990. Künstl. Bast.	3	1	4	3.0 : 1.0
1002. „ „	30	7	37	3.24 : 0.76
996. Spont. Bast.	10	3	13	3.08 : 0.92
1003. „ „	5	5	10	2 : 2
Totalzahlen	48	16	64	3.0 : 1.0

Der monohybride Charakter dieser Spaltung steht also ausser jedem Zweifel; die zur Bastardierung benutzten braunen Bohnen enthielten einen Faktor, welcher den zitronenfarbigen ganz fehlt.

Dihybride Spaltung.

	Bruine	Wage-naar	Citroen	Total	Auf 16 berechnet
987. Künstl. Bast.	20	4	10	34	9.41 : 1.88 : 4.71
991. „ „	9	2	3	14	10.28 : 2.29 : 3.43
993. Spont. Bast.	20	10	8	38	8.42 : 4.21 : 3.37
999. „ „	17	5	9	31	8.80 : 2.58 : 4.62
1004. „ „	14	4	3	21	10.67 : 3.05 : 2.28
Totalzahlen	80	25	33	138	9.28 : 2.90 : 3.82

Das Ergebnis zeigt also keineswegs auch nur eine Annäherung zur Erwartung 12 : 3 : 1; in sämtlichen Familien, sowie auch

in den Totalzahlen sind die Zahlenverhältnisse mit dieser theoretischen Voraussetzung in schroffem Gegensatz. Vielmehr nähert sich die Spaltung dem Schema 9 : 3 : 4, welches Schema eine Lösung ermöglicht, die unten besprochen werden wird, wobei einige parallele Spaltungen berücksichtigt werden können.

4. Bastardierung Citroen × Rotjes.

Wie schon oben erwähnt, ist die als „Rotjesboon" gebaute Rasse, nicht immer ganz einheitlich, sondern umfasst sie mehrere Typen, u. A. neben dunkleren, auch heller graubraun gefärbte Individuen. Weiter kann die Farbe ins Rotbraune schwanken; neben Individuen mit dem Rassenmerkmal, braunem Nabelring, kommen, obwohl ganz selten auch grausamige Pflanzen ohne braunen Nabelring vor. Die Schuld dieser Typenmischung trägt die Schwierigkeit der Unterscheidung dieser Typen; falls darunter spontane Bastardierungen mit andern Rassen laufen, welche in den Rassen mit heller Samenfarbe (wie Citroen, Wagenaar und Bruine) sofort als solche erkannt werden, so können diese spontanen Bastardierungen unter den Rotjesboonen unbemerkt bleiben und sich fortpflanzen; die graue Farbe, welche in allen Typen auftritt, überdeckt die andern Farben ziemlich stark, sodass nur eine genaue Auslese die Typenunterschiede aufdecken kann.

Die Bastardierung Citroen ♀ × Rotjes ♂ (graubraun wie Taf. II. Fig. 23) wurde in einer F_2-Familie gezüchtet; daneben gaben zwei in den Citroenboonen aufgefundene spontane Hybriden eine ganz analoge Spaltung. Die F_1-Individuen waren in diesen Fällen rotbraun; die F_2 bestand aus 8 scharf unterschiedenen phaenotypischen Gruppen: I*a* dunkelrotbraun; I*b* rotbraun (wie F_1); II*a* dunkelgraubraun; II*b* graubraun (alle vier Gruppen mit braungefärbtem Nabelring); III graubraun mit ungefärbtem Nabelring; IV gelbbraun wie die braunsamige Rasse („Bruine"); V Wagenaar-Typus (gelb mit braunem Nabelring) und VI citroen-Typus (gelb ohne gefärbten Nabelring). Die Typen I, II und III sind auf Taf. I, Figg. 3, 4 und 7 abgebildet; die übrigen drei stimmen mit den Figg. 25, 18 und 22 auf Taf. II völlig überein. Ausserdem wurden aus einer Kultur Rotjesboonen zwei Pflanzen mit rotbraunem Samen ausgesucht, deren Nachkommenschaften in derselben Weise spalteten und welche demnach spontane Hybriden mit Citroen als Vater gewesen sind. Die Frequenz der verschiedenen Typen kann wie folgt tabellarisch zusammengetragen werden:

Typus	Ia	Ib	IIa	IIb	III	IV	V	VI	Total
988 Künstl. Bast.	5	5	1	3	6	3	1	2	26
994 Spont. Bast. aus Citroen	2	7	1	2	11	2	2	3	30
1005 „ „ „ „	1	3	—	1	1	2	—	1	9
1006 „ „ „ Rotjes	3	3	—	—	3	3	2	1	15
1015 „ „ „ „	6	11	2	4	2	2	—	5	32
	17	29	4	10	23	12	5	12	112
	46		14		23	12	5	12	

Nimmt man die Gruppen I *a* mit I *b* und II *a* mit II *b* zusammen, so zeigt sich bald, dass hier eine trihybride Spaltung vorliegen muss: ein Teil der Individuen hat den Grau-Faktor (wahrscheinlich den von mir schon früher erwähnten L-Faktor), ein andrer Teil nicht; ein Teil hat braunen Nabelring (D), ein andrer Teil nicht; ein Teil hat den gelbbraunen Faktor (G) für die ganze Samenschale, ein andrer Teil nicht. Also hatten die F_1-Individuen die genotypische Formel G g D d L l und sollten die F_2-Generationen ohne Rücksicht auf die heterozygotische oder die homozygotische Anwesenheit dieser Faktoren zusammengestellt sein aus: 1) 27 G D L, 2) 9 G D l, 3) 9 G d L, 4) 9 g D L, 5) 3 G d l, 6) 3 g D l, 7) 3 g d L und 8) 1 g d l. Unter Voraussetzung, dass die drei Faktoren unabhängig spalten: D, die braune Farbe des Nabelrings, G die gelbbraune Farbe der ganzen Samenschale und L die graue Farbe hervorruft, so weisen die Zahlen mit Bestimmtheit daraufhin, *dass der G-Faktor sich nur dann äussern kann, falls der D-Faktor vorhanden ist;* fehlt der D-Faktor so kann der G-Faktor wohl anwesend sein, aber nur in kryptomerer Lage. Unter Annahme dieses Verhaltens ist dann die Gruppe 1 ($^{27}/_{64}$ des Ganzen) rotbraun (Typus I), Gruppe 2 gelbbraun (Typus IV), Gruppen 3 und 7 grau mit ungefärbtem Nabelring, (Typus III), Gruppe 4 graubraun (Typus II), Gruppe 5 und 8 zitronenfarbig (Typus VI) und Gruppe 6 Wagenaar-Typus (Typus V).

Demnach kann man jetzt die Erwartung in folgender Tabelle an den gefundenen Zahlenverhältnissen prüfen:

Typus	I	II	III	IV	V	VI
Genotypen.....	G D L	g D L	GdL und gdL	G D l	g D l	Gdl und gdl.
Theoret. Zahl..	$^{27}/_{64}$	$^{9}/_{64}$	$^{9}/_{64} + ^{3}/_{64}$	$^{9}/_{64}$	$^{3}/_{64}$	$^{3}/_{64} + ^{1}/_{64}$
Erwartung.....	47.25	15.75	21.0	15.75	5.25	7.0
Beobachtet	46	14	23	12	5	12

Die Unterscheidung der beiden Gruppen I *a* und I *b*, II *a* und II *b* beruht dann wahrscheinlich auf einer nicht völligen Dominanz des L-Faktors; wenn die L L- von den L l-Individuen durch grössere Farbenintensität abweichen, so sollte in den Gruppen I, II und III dieses bemerklich sein und diese Gruppen wieder in zwei Teile ($^1/_3$ und $^2/_3$) aufgeteilt werden können. Mit den ersten beiden Gruppen war dieses wirklich der Fall; in Gruppe III konnte eine weitere Aufteilung nicht durchgeführt werden. Und die Zahlen stimmen wieder mit der Erwartung 1 : 2 gut überein: Gruppe I *a* 17 mit Erwartung 15.75, I *b* 29 (31.5), II *a* 4 (5.25), II *b* 10 (10.5).

5. Bastardierung Bruine × Rotjes.

Zur Untersuchung kamen zwei Familien künstlicher Hybriden von graubraunen Rotjes × Bruine (1012 und 1013), zwei Familien aus rotbraunen Rotjes-Individuen herstammend, deren Spaltung mit den beiden andern parallel ging, sechs Familien aus künstlichen Bastarden Bruine × graubraunen Rotjes und acht Familien von rotbraunen, in einer Kultur gelbbrauner Bohnen angetroffenen spontanen Hybriden abstammend. Diese 18 F_2-Familien zeigten nun, in ganz derselben Weise klassifiziert, wie die oben besprochenen Citroen-Rotjes-Hybriden, die nachfolgenden Spaltungszahlen:

Typus	Ia	Ib	IIa	IIb	III	IV	V	VI	Total
1012. Künstl. Bast. aus Rotjes	4	9	2	3	—	4	2	—	24
1013. „ „ „ „	3	7	3	5	—	4	1	—	23
1014. Spont. Bast. „ „	1	5	2	3	—	2	—	—	13
1016. „ „ „ „	2	4	1	2	—	1	—	—	10
1018. Künstl. Bast. aus Bruine	2	4	2	1	—	4	—	—	13
1019. „ „ „ „	3	13	5	9	—	7	1	—	38
1085. „ „ „ „	4	7	1	6	—	11	—	—	29
1086. „ „ „ „	6	14	2	1	—	4	—	—	27
1087. „ „ „ „	2	9	3	1	—	4	—	—	19
1100. „ „ „ „	1	1	—	—	—	1	—	—	3
1021. Spont. Bast. „ „	7	15	3	4	—	4	1	—	34
1022. „ „ „ „	4	14	2	2	—	7	2	—	31
1088. „ „ „ „	3	3	1	3	—	5	—	—	15
1089. „ „ „ „	2	7	1	—	—	1	1	—	12
1090. „ „ „ „	3	9	1	—	—	2	3	—	18
1103. „ „ „ „	—	5	1	3	—	3	1	—	13
1104. „ „ „ „	2	1	—	—	—	1	1	—	5
1105. „ „ „ „	3	7	1	4	—	3	—	—	18
	52	134	31	47	—	68	13	—	345
		186		78					

Die beiden Typen ohne D (III und VI) fehlen also völlig; die übrigen zeigen eine zum Schema 9 : 3 : 3 : 1 ziemlich gut annäherende Spaltung; Erwartung auf einem Total von 345 : 194 $^{1}/_{16}$: 64 $^{11}/_{16}$: 64 $^{11}/_{16}$: 21 $^{9}/_{16}$, gefunden 186 : 78 : 68 : 13. Die Aufteilung in Gruppen I *a* und I *b*, II *a* und II *b* ist nicht so gut, ist aber mit Rücksicht auf die Schwierigkeit der Beurteilung auch nicht so leicht objektiv durchzuführen.

Die genotypische Anlage der graubraunen Rotjesboonen kann also, ganz wie in der vorigen Bastardierungsreihe als g g D D L L angenommen werden; die Formel der gelbbraunen Rasse „Bruine" ist dann wieder G G D D l l. Daraus resultiert eine rotbraune Hybride G g D D L l, und in der F_2-Generation 9 G D L, 3 G D l, 3 g D L und 1 g D l.

Bemerkt sei noch, dass neben diesen mit der theoretischen Voraussetzung gut stimmenden Familien, auch in einer Kultur gelbbrauner Pflanzen eine einzige graubraunsamige gefunden wurde; die Nachkommenschaft dieser graubraunen Pflanze (1027) spaltete in 4 zur Gruppe II und 2 zur Gruppe V gehörige Individuen. Vermutlich war hier die Mutter der spontanen Hybride eine G g D D l l-Heterozygote, welche dann mit einer g g D D L L-Vaterpflanze ein g g D D L l F_1 Individuum ergeben hat. Die geselbstete Nachkommenschaft der ursprünglichen Mutter konnte aber nicht mehr zurückgefunden werden; eine Kontrolle dieses Vermutens ist aus diesem Grunde unmöglich gewesen.

6. Nachkommen abweichender Rotjes-Pflanzen.

Als Nachkommenschaften abweichender Pflanzen, welche in Kulturen der Rotjes-Rasse aufgefunden wurden, wurden vier weitere Familien gezüchtet, deren Stammpflanzen in drei Fällen rotbraune, in einem Fall graubraune Samen ohne Nabelring hatten. Die Nachkommenschaften spalteten in der folgenden Weise:

Typus	I	II	III	IV	V	VI	Total	Mutmassliche Formel
992 graubraun ohne Nabelring	—	—	26	—	—	7	33	g g d d L l
1007 rotbraun	11	2	—	—	—	—	13	G g D D L L
1008 rotbraun	6	2	4	—	—	—	12	G g D d L L
1009 rotbraun	7	2	—	—	—	—	9	G g D D L L

Die Stammpflanze der Familie 992 mit genotypischer Formel g g d d L l war also entstanden aus zwei Gameten g d L und g d l, entweder nach spontaner Bastardierung einer mit ihr

phaenotypisch übereinstimmenden Rotjes-Pflanze g g d d L L und einer Citroen als Vaterpflanze (g g d d l l), oder auch als Nachkomme eines Spaltungsproduktes nach vorhergehender, mehr verwickelter Bastardierung. Die Familie 1008 verdankte ihre Entstehung wohl einer Bastardierung g g D D L L × G G d d L L, beide graubraune Eltern (das zweite aber ohne Nabelring), und die Stammpflanzen der Familien 1007 und 1009 einer Bastardierung G G D D L L × g g D D L L. Jedenfalls sind diese Spaltungen mit den bis jetzt aufgestellten Annahmen gar nicht im Widerspruch.

7. Bastardierung Citroen × Kievits.

Die sogenannte „Kievits"-Rasse (Taf. II, Fig. 21) ist durch eine rotviolett-marmorierte Samenschale auf hellgelbem Grunde gekennzeichnet; diese Marmorierung zeigt gar kein regelmässiges Verhalten in der Farbenverteilung, wie die in anderen Rassen vorhandene violette Streifung; sie ist jedoch sowie diese, konstantes Rassenmerkmal und mit der inkonstanten, heterozygotischen Marmorierung nicht zu verwechseln. Das andere Elter dieser Bastardierungen war die oben schon genannte Citroen-Rasse, gelbe Samenschale ohne Nabelring (Taf. II, Fig. 22). Auf künstlichem Wege wurde die Hybride erhalten als 3 F_1-Individuen (2 Citroen ♀ × Kievits ♂ und 1 reziprok). Daneben wurden aus einer Kultur der Kievits-Rasse noch zwei Pflanzen ausgelesen, deren Samenschale mit derjenigen der erhaltenen F_1-Individuen identisch war und deren Nachkommenschaften parallel mit diesen spalteten; zudem noch zwei ähnliche spontane Hybriden aus der Citroen-Rasse.

Die Samenschale der F_1-Individuen (Taf. I, Fig. 12) war rotviolett-marmoriert auf gelbbraunem Grunde, welcher an sich gleichfarbig erschien; wie schon jetzt mitgeteilt werden darf, waren diese F_1-Individuen in ihrer Samenschale phaenotypisch denjenigen der Bastardierung Bruine × Kievits (s.unten) vollkommen gleich. Die Spaltung der F_2-Familien war, wie erwartet werden konnte, eine ziemlich verwickelte: Typus I zeigte eine mehrweniger entwickelte rotviolette Marmorierung auf gelbbraunem Grunde, wie die F_1-Pflanzen hatten; je nachdem aber das Rotviolett oder das Braun vorherrschte, wurde dieser Typus noch in fünf Subtypen (I *a*—*e*) zerlegt; Subtypus I *c* entspricht dann völlig dem Äusseren der F_1. Typus II war gleichfarbig gelbbraun; in einigen Fällen hatte die Samenschale über den gelbbraunen Grund einen gleichfarbigen violetten Anflug, weshalb II *a* als rein-gelbbraun, II *b* als gelbbraun mit violettem Anflug beschrieben wurde. Typus III *a* stimmte völlig mit der

schon bekannten Wagenaar-Rasse, während III *b* derselbe Typus mit gleichfarbigem violetten Anflug war. Die als Typus IV klassifizierten Pflanzen hatten immer die Farbe und Zeichnung der Kievits-Rasse; auch hier, wie bei Typus I, schwankte aber die Intensität des Violetts dermassen, dass eine weitere Aufteilung in fünf Subtypen versucht wurde: Taf. II, Fig. 19 gibt eine Bohne des hellsten Typus IV *e*, wieder. Die Typen V, VI, VII und VIII waren völlig ohne Violett und ohne Gelbbraun in ihren Phaenotypen: V wie die Citroen-Rasse, VI gelb-weiss marmoriert (Taf. II, Fig. 20), VII reinweiss und VIII mit reinweisser Samenschale, jedoch mit braunem Nabelring (Taf. I, Fig. 10, wohl dem von KOOIMAN erwähnten H-Typus identisch). Die Individuen der sieben untersuchten F_2-Familien zeigten in den verschiedenen Typen die folgenden Frequenzen (sieh Tabel Seite 22).

Auf den ersten Blick könnten vielleicht diese Zahlen wenig versprechend erscheinen; fasst man aber die Zahlen der Gruppen I, II, III u.s.w. jede für sich zusammen, ohne Rücksicht auf die feineren Verteilungen I *a*, I *b* u.sw., dann kann doch ein ziemlich gutes Verhältnis herausgeholt werden. Es gibt Typen mit und Typen ohne den braunen Nabelring (Faktor D), Typen mit und Typen ohne die gelbbraune Farbe der ganzen Samenschale (Faktor G), Typen mit und Typen ohne die „Kievits"-Zeichnung (violette Marmorierung, welche wir einem Faktor K zuschreiben dürfen) und schliesslich unter den recessiven hellgelben noch gleichfarbige und marmorierte. Diese letztere Spaltung findet nun ihre gute Erklärung durch die Annahme KOOIMANS, dass ein chromogener Faktor B in homozygotischer Anlage gleichfarbig, in heterozygotischer aber marmoriert erscheint, welche Marmorierung demzufolge inkonstant ist. Unklar ist aber, warum dieser Unterschied zwischen den B B-, B b- und b b-Individuen, welchen KOOIMAN unter den gelbbraunen beobachten konnte, in meinen Versuchen nicht hervortrat. Nennt man nun mit ihm den Grundfaktor für Pigment A, und sind die A A-Pflanzen ohne weitere Farbenfaktoren weisssamige, dann kann man diese verwickelte Spaltung ganz gut in einem Faktorenschema erläutern. Die Formel der Citroen-Rasse ist dann, im Einklang mit der oben gestellten Annahme A A B B G G k k d d, und der Faktor G darin kryptomer, weil der für ihre Äusserung notwendige D-Faktor fehlt; die Formel der Kievits-Rasse A A b b g g K K D D, dann wird die F_1-Generation selbstverständlich A A B b G g K k D d, also eine Tetrahybride, welche 16 verschiedene Gameten: A B G K D, A B G K d, A B G k D, A B g K D, A b G K D, A B G k d,

Typus	Ia	Ib	Ic	Id	Ie	IIa	IIb	IIIa	IIIb	IVa	IVb	IVc	IVd	IVe	V	VI	VII	VIII	Total
989. Künstl. Bast. aus Citroen	—	21	—	—	—	6	—	1	1	3	11	—	—	—	4	8	4	—	59
995. „ „ „ „	1	2	—	3	—	3	1	1	—	—	—	—	2	—	2	—	3	—	18
998. Spont. „ „ „	1	2	2	8	2	5	—	4	2	—	2	—	5	—	2	9	2	—	46
1001. „ „ „ „	—	11	—	—	2	7	2	1	—	—	3	—	—	—	1	—	—	2	29
978. Künstl. Bast. aus Kievits	—	—	3	13	2	6	1	2	—	—	—	—	2	3	2	7	3	—	44
979. Spont. „ „ „	2	—	3	12	5	3	2	1	—	—	—	1	1	2	4	9	1	—	46
980. „ „ „ „	—	2	4	4	1	3	—	1	1	—	—	2	—	—	2	2	5	—	27
	4	38	12	40	12	33	6	11	4	3	16	3	10	5	17	35	18	2	269
	106					39		15		37					17	35	18	2	269

A B g K d, A B g k D, A b G K d, A b G k D, A b g K D, A B g k d, A b G k d, A b g K d, A b g k D und A b g k d bildet. Demzufolge entstehen in der F_2 256 Kombinationen. In Erwägung der Tatsache, dass die Faktoren G, K und D völlig dominieren, während nur die B b-Individuen sich von den B B-Pflanzen unterscheiden können, und unter Annahme dass K, ganz wie G, kryptomer ist, sobald D fehlt (einerlei ob B anwesend ist oder nicht), so kommt man zur folgenden Gruppierung dieser 256 Kombinationen:

27 B B G K D F_1-Typus I	3 B B G k d zitronenfarbig V
54 B b G K D idem I	6 B b G k d zitronenmarm. VI
27 b b G K D idem I	3 b b G k d weiss VII
9 B B G K d zitronenfarbig V	3 B B g K d zitronenfarbig V
18 B b G K d zitronenmarm. VI	6 B b g K d zitronenmarm. VI
9 b b G K d weiss VII	3 b b g K d weiss VII
9 B B G k D gelbbraun II	3 B B g k D wagenaar III
18 B b G k D idem II	6 B b g k D wagenaar III
9 b b G k D idem II	3 b b g k D weiss mit braunem Nabelring (H-Typus) VIII
9 B B g K D kievits IV	1 B B g k d zitronenfarbig V
18 B b g K D idem IV	2 B b g k d zitronenmarm. VI
9 b b g K D idem IV	1 b b g k d weiss VII

Auf jede 256 Individuen der F_2-Generation kommen dann 108 vom Phaenotypus I, 36 von II, 9 von III, 36 von IV, 16 von V, 32 von VI, 16 von VII und 3 von VIII. Berücksichtigt sei dabei, dass ein Unterschied zwischen den B B- und den B b-Pflanzen sich in den Typen I, II, III, IV nicht bemerklich macht. Vergleicht man nun die wirklich erhaltenen Zahlen mit den auf ein Total von 269 nach diesem Verhältnis berechneten, so stimmt die Sache für eine dermassen verwickelte Spaltung ganz gut:

Typus	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	Total
beobachtet	106	39	15	37	17	35	18	2	269
theoretisches Verhältnis	108	36	9	36	16	32	16	3	256
Erwartung	113	38	9	38	17	34	17	3	269

Nur Typus III, der Wagenaar-Typus ist in einer über die Erwartung einigermassen herausgehenden Zahl aufgetreten,

während der Typus I etwas unter der erwarteten bleibt; ich glaube aber, dass diese Abweichungen nicht so beträchtlich sind, dass sie die theoretischen Voraussetzungen erschüttern können. Besonders ist dies nicht der Fall, weil doch von den 15 zum Typus III gerechneten Individuen es 4 mit violettem Anflug waren, welche vielleicht noch zu einer andern Gruppe gehören. Die feineren Aufteilungen in die Typen I *a*, I *b* u.s.w. gestatten jetzt noch nicht einen weiteren Ausbau dieser Voraussetzungen; zwar könnte man vielleicht aus den Gruppen I und IV ein polymeres Verhalten der violetten Marmorierung und aus den Typen II und III die Zerbrechung einer etwaigen Koppelung Violett-Marmorierung (bis jetzt von mir als ein Faktor K betrachtet) herausholen, aber ohne weitere Untersuchung der F_3- und nachfolgenden Generationen lässt sich darauf nicht schliessen.

Jedenfalls ist durch diese Bastardierung m. E. erwiesen:

eine unabhängige Spaltung der vier Faktoren B, G, K und D;

eine Unterscheidung der B B- und B b-Pflanzen in den übrigens rezessiven Formen;

eine Kryptomerie der G- und K-Faktoren, falls der Faktor D fehlt.

8. Bastardierung Bruine × Kievits.

Oben wurde schon erwähnt, dass in der Samenfarbe die F_1-Individuen aus der Bastardierung Citroen × Kievits denjenigen der Bruine × Kievits phaenotypisch gleich sind. Demzufolge kann man die Nachkommen spontaner Bastardierung mit der Kievitsrasse als Mutterrasse nicht sofort dem Vater nach bestimmen; die Spaltungen in der F_2 von Bruine × Kievits waren aber selbstverständlich weniger verwickelt, weil doch beide Eltern den Faktor D für Nabelringfarbe besitzen, die Hybriden also in diesem Faktor homozygot waren. In diesen Spaltungen waren demzufolge nur die Typen mit braunem Nabelring, also I, II, III, IV und VIII vorhanden und so konnte auch in den Fällen unbekannter Vaterpflanzen mit grösster Wahrscheinlichkeit die gelbbraune Rasse als solche bestimmt werden. Zur Züchtung gelangten die Nachkommen dreier spontanen und eines künstlichen Bastards mit Kievits als Mutter und einer spontanen nebst zweier künstlichen Hybriden, welche aus Bruinen als Mutterrasse stammten.

Im folgenden sind die Spaltungszahlen wieder den Typen nach geordnet:

Typus	Ia	Ib	Ic	Id	Ie	IIa	IIb	IIIa	IIIb	IVa	IVb	IVc	IVd	IVe	V	VI	VII	VIII	Total
974. Spont. Bast. aus Kievits	1	4	10	4	2	10	—	1	1	1	1	1	3	—	—	—	—	—	39
975. „ „ „ „	—	4	8	6	4	10	1	4	1	1	—	—	3	1	—	—	—	—	43
976. „ „ „ „	1	3	5	8	2	10	—	1	1	1	—	2	3	1	—	—	—	—	38
982. Künstl. Bast. „ „	1	—	2	6	3	4	—	—	1	—	—	1	1	—	—	—	—	—	19
1093. Spont. Bast. aus Bruine	—	—	1	3	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	6
1096. „ „ „ „	—	—	—	—	5	2	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	1	11
1099. Künstl. Bast. „ „	—	—	1	8	—	5	—	1	—	—	1	3	—	—	—	—	—	—	19
	3	11	27	35	16	42	1	7	4	3	5	7	11	2	—	—	—	1	175
	92					43		11		28					—	—	—	1	175

Diese Spaltungsergebnisse sind mit den oben für die Bastardierung Citroen × Kievits angeführten Hypothesen in völliger Übereinstimmung; die Hybride ist jetzt eine Trihybride A A B b G g K k D D und spaltet demnach in folgender Weise:

9 B B G K D F_1-Typus I	3 B B g K D kievits IV
18 B b G K D idem I	6 B b g K D idem IV
9 b b G K D idem I	3 b b g K D idem IV
3 B B G k D gelbbraun II	1 B B g k D wagenaar III
6 B b G k D idem II	2 B b g k D idem III
3 b b G k D idem II	1 b b g k D weiss mit braunem Nabelring VIII

Nach diesem Schema gehören dann auf jede 64-Zahl der F_2-Individuen zum Typus I 36, II 12, III 3, IV 12 und VIII 1. Die auf einem Total von 175 berechneten Zahlen können dann in dieser Weise mit den beobachteten verglichen werden:

Typus	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	Total
Beobachtet	92	43	11	28	—	—	—	1	175
Theoretisches Verhältnis	36	12	3	12	—	—	—	1	64
Erwartung	98	33	8	33	—	—	—	3	175

Auch hier darf diese Vergleichung der erhaltenen Ergebnisse mit den, den theoretischen Voraussetzungen nach erwarteten, als gelungen betrachtet werden; bezüglich der feineren Aufteilungen der Typen I und IV, sowie des violetten Anflugs in den Typen II *b* und III *b* kann auch aus diesen Ergebnissen nichts Weiteres gefolgert werden.

9. Bastardierung Rotjes × Kievits.

In einer Kultur der Rotjes-Rasse wurden zwei Pflanzen aufgefunden, deren Samen durch eine Marmorierung der graubraunen Farbe, sowie durch eine nur hier und da auffällige blauviolette Marmorierung über die graubraune, von den übrigen Pflanzen sich unterschieden. Obwohl künstliche Bastardierungen mit Kievits nicht vorlagen, darf man doch wohl aus dem Verlauf der beiden Spaltungen herleiten, dass als Vaterrassen dieser spontanen Hybriden rotviolett-ungleichfarbige Rassen funktioniert hatten, im einen Fall aber wahrscheinlich die von mir oben schon erwähnte marmorierte Kievits-Rasse, in der andern spontanen Hybride aber eine violett-gestreifte

Rasse, etwa wie die von TJEBBES und KOOIMAN zu ihren Versuchen benutzte Prager violettgestreifte Buschbohne.

Die F_2-Nachkommenschaft des erstgenannten spontanen Bastards spaltete in fünf gut ausgeprägte Typen, deren wieder drei in Subtypen zerlegt werden konnten: Typus I stimmte in seinem Phaenotypus ganz gut mit der F_1-Pflanze überein, nur waren einige Individuen (I *a*) wesentlich dunkler graubraun als die übrigen (I *b*); Typus II hatte das Äussere der violettmarmorierten Kievits-Rasse, aber jetzt blauviolett statt rotviolett; auch hier wurden zwei Intensitäten des Blauvioletts unterschieden: II *a* dunkelblauviolett (Taf. I, Fig. 11), II *b* heller und mehr mattblau; der dritte Typus war der gewöhnlichen Kievits-Rasse gleich, nur wieder in fünf Intensitäten abstufend (III *a*—*e*); IV stimmte mit der graubraunen Rotjes-Rasse überein und V war ein Wagenaar-Typus. Die Verteilung der Individuen, den Typen nach, war die folgende:

Typus	Ia	b	IIa	b	IIIa	b	c	d	e	IV	V	Total
1010. Spont. Bast. aus Rotjes	3	23	7	8	1	3	2	2	4	9	5	67
	26		15		12					9	5	67

Es ist nicht gerade leicht, sofort eine zu dieser Spaltung passende Formulierung der verschiedenen Genotypen und Phaenotypen zu finden; aus den vorgehenden Bastardierungen können wir schon entnehmen, dass der Kievits-Rasse ein K-Faktor gehört und ein Faktor L fehlt, während dieser K-Faktor in der Rotjes-Rasse abwesend ist und L dieser Rasse eigen ist. Die Spaltung ist aber verwickelter als eine dihybride, denn mit den K- und L-Faktoren allein lässt sich das Auftreten des Typus II (blau gefärbt) nicht erklären. Es soll deshalb in der Rotjes-Rasse noch ein Bl-Faktor vorhanden sein, welcher das Rotviolett der Kievits-Marmorierung in Blau umwandelt und dessen Wirkung vom Graubraun der Rotjes-Farbe völlig versteckt wird. In den Typen IV und V kann also dieser Bl-Faktor sich nicht bemerklich machen, kann demnach darin kryptomer vorhanden sein. Stellt man nun die Typen mit und ohne L, mit und ohne Bl und mit und ohne K einander gegenüber, so erwartet man in jedem Falle eine 3 : 1-Spaltung; dem ist aber nicht so:

Typus.	mit L	ohne L	mit Bl	ohne Bl.	mit K	ohne K.
	I u. IV	II, III u. V	I u. II	III	I, II u. III	IV u. V
Zahl ..	35	32	41	12	53	14

Bezüglich Bl und K stimmen diese Spaltungszahlen wenigstens ziemlich gut (erwartet 40 : 13 und 50 : 17); mit Rücksicht auf den Faktor L liegt aber eine Abweichung vor, welche nicht sofort erklärt werden kann und welche daraufhin weist, dass der L-Faktor in einigen Individuen kryptomer vorhanden sein dürfte. Am wahrscheinlichsten is dies in den bl-Individuen der Fall, wo also der Bl-Faktor fehlt, denn die Äusserung des L-Faktors kann doch schwerlich von der Anwesenheit des K-Faktors abhängen, weil in der Rotjes-Rasse doch schon der L-Faktor gesondert vom K-Faktor sich äussert. Demnach kann die Spaltung erläutert werden, falls man den Bl-Faktor kryptomer annimmt in den Typen, wo der K fehlt, und den L-Faktor in den Typen, denen der Bl-Faktor fehlt. Zum Typus I gehören dann die Kombinationen K L Bl (27 aus 64), zum Typus II K l Bl (9 aus 64), zu III K L bl (9) und K l bl (3), zu IV K L Bl (9) und zu V k L bl (3), k l Bl (3) und k l bl (1). Vergleicht man wieder die beobachtete Frequenz dieser Typen mit der erwarteten Zahl, so erhellt eine ziemlich gute Übereinstimmung:

	Typus	I	II	III	IV	V	Total
1010.	Beobachtete Frequenz ...	26	15	12	9	5	67
	Theoretisches Verhältnis .	27	9	12	9	7	64
	Erwartete Zahl	29	9	13	9	7	67

Im zweiten Typus stimmt die Beobachtung also nicht völlig zur Erwartung; die Weiterzucht der F_3-Generation, welche in diesem Jahre angebaut werden soll, soll entscheiden ob die vorläufige obige Annahme gutbegründet ist oder nicht; auch die Bedeutung der feineren Gruppierung in Subtypen sei einer späteren Bearbeitung vorbehalten.

Der andere spontane Bastard hatte leider eine viel beschränktere Deszendenz und konnte demnach mit weniger Genauigkeit untersucht werden. Auch hier war eine Gruppierung in fünf verschiedene Typen angewiesen; der erste Typus dann noch in zwei Subtypen, einen dunkleren I *a* (Taf. I, Fig. 5), nebst einem helleren (Taf. I, Fig. 6); Typus II war ein deutlich blauviolett gestreifter auf hellgelbem Grunde (Taf. I, Fig. 1), Typus III derselbe aber mit rotvioletter Streifung (Taf. I, Fig. 2), IV wieder die Rotjes-Rasse und V die Wagenaar-Rasse. Der Typus III wird wohl mit der unbekannten Vaterrasse übereinstimmen. Die in dieser F_2-Familie beobachtete Spaltung stimmte nicht

besonders gut mit der theoretischen Erwartung wie aus folgendem hervorgeht:

Typus	I	II	III	IV	V	Total
1011. beobachtete Frequenz ...	3	9	5	3	2	22
theoretisches Verhältnis .	27	9	12	9	7	64
erwartete Zahl	10	3	4	3	2	22

Nehmen wir wieder zusammen die Typen mit und diejenigen ohne einen der sichtbaren Faktoren, so tritt dieselbe Erscheinung wie in der vorhergehenden Bastardierung zu Tage: mit K′ (I, II und III) 17, ohne K′ (IV, V) 5; mit Bl (I, II) 12, ohne Bl (III) 5, mit L (I, IV) 6, ohne L (II, III, V) 16. Bezüglich K′ und Bl gesondert stimmen also die Spaltungen ganz gut auf 3 : 1; bezüglich L aber auch hier nicht durch eine viel zu geringe Frequenz der L-haltigen Pflanzen. Die Kryptomerie des L-Faktors in den Typen, welche Bl nicht enthalten, ist dafür die mutmassliche Ursache. Besonders aber in den Typen I und II ist die Abweichung von der Erwartung zu gross; wahrscheinlich liegt hier als Ursache eine etwaige Koppelung oder Abstossung vor zwischen zwei der Faktoren L oder B l und K′ (= der für die violette *Streifung* verantwortliche Faktor). Die Untersuchung der folgenden Generationen wird hierüber Auskunft geben.

10. Bastardierung Bruine × Zwarte.

Nur in einer F_1-Pflanze, welche reinschwarze Samen hatte, wurde dieser Bastard erhalten; die F_2 spaltete ganz einfach in 3 Gruppen aus: I reinschwarze (39 Pflanzen), II rotbraune (dem Typus I der Bastardierung 4, Citroen × Rotjes, ähnlich; 6 Individuen) und III gelbbraune, wie die gewöhnliche gelbbraune Rasse „Bruine" (3 Individuen). Die Hybride spaltet also nicht weiter, als bis zum gelbbraunen Typus, woraus erfolgt, dass der Faktor G in beiden Eltern anwesend war. Ausserdem scheint in der schwarzen Rasse auch der Faktor L und ein Faktor Z, der die Schwarzfärbung hervorruft, vorhanden zu sein. Die Hybride ist dann G G L l Z z und spaltet demnach in 9 G L Z, 3 G l Z, 3 G L z und 1 G l z, also 12 schwarze: 3 rotbraune: 1 gelbbraune, und mit den Zahlenverhältnissen stimmt dies ganz gut:

	Typus	I	II	III	Total	Bemerkung
1028.	beobachtete Frequenz	39	6	3	48	Unter den 39 schwarzsamigen Pflanzen gab es 4, welche neben schwarzen auch rotbraune Samen hatten, deren Zugehörigkeit zum Typus I deshalb zweifelhaft war.
	theoretisches Verhältnis	12	3	1	16	
	erwartete Zahl	36	9	3	48	

11. Bastardierung Kievits × Zwarte.

Ein spontan entstandener Bastard, in einer Kultur von „Kievits"bohnen aufgefunden, hatte schwarzmarmorierte Samen auf grauweissem Grunde. Die F_2 dieser Hybride, deren Vater selbstverständlich unbekannt war, ergab auf 53 Individuen kein einziges Weisses, sodass die Vermutung, es liege Bastardierung einer Kievitsbohne mit einer weissen vor, wohl als sehr schwach betrachtet werden darf. Am wahrscheinlichsten aber hat eine schwarzsamige Pflanze als Vater funktioniert; die Spaltung ergab 11 phaenotypische Gruppen:

977. I. schwarz marmoriert auf grauweissem Grunde (28 Individuen);
II. mattblau marmoriert auf grauweissem Grunde (1 Ind.);
III. dunkelblauviolett marmoriert auf weissgelbem Grunde (1 Ind.);
IV. mattblauviolett marmoriert auf weissgelbem Grunde (1 Ind.);
V. graubraun marmoriert, hier und da violett (3 Ind.);
VI. rotbraun marmoriert, hier und da violett (4 Ind.);
VII. rot marmoriert, hier und da violett (2 Ind.);
VIII. gelbbraun marmoriert, hier und da violett (2 Ind.);
IX. schwarz gleichfarbig (9 Ind.);
X. rotbraun gleichfarbig (1 Ind.);
XI. wagenaar-Typus (1 Ind.).

Selbstverständlich gestattet eine solche verwickelte Spaltung mit kleinen Gruppenzahlen keine eingehende Faktorenanalyse, wo wie hier nur die F_2-Generation vorliegt; das nächste Jahr soll mit seinen F_3-Kulturen die Entscheidung bringen. Dennoch lässt sich schon jetzt diesen Ergebnissen wohl etwas entnehmen, das eine vorläufige Hypothese über die genotypische Konstitution der Eltern und des Bastards ermöglicht. Stellt man die Gruppen in verschiedener Weise wieder zu grössern zusammen, so gibt es Gruppen mit dem Schwarzfaktor Z und ohne diesen Faktor, Gruppen mit L (dem Faktor für graubraun) und Gruppen ohne; Gruppen mit Blaufärbung Bl und ohne diese; Gruppen mit G, dem Faktor für Gelbbraun und ohne diesen,

und Gruppen mit K, dem Faktor für Kievitszeichnung nebst Gruppen ohne den K-Faktor. Die mutmassliche genotypische Konstitution der Kievitsrasse war dann: g g l l bl. bl. z z K K, während demgegenüber die schwarze Rasse wie in der vorhergehenden Bastardierung G G L L Bl. Bl. Z Z k k als genotypische Formel hatte. Die Spaltung wird dann als eine pentaheterozygotische stattfinden und al so nicht ganz aus den bis jetzt zur Verfügung stehenden Gruppenzahlen gefolgert werden können. In einigen Hinsichten aber sind wohl die Zahlenverhältnisse klar; fasst man alles zusammen in vier Gruppen schwarz marmoriert, scharzgleichfarbig, nicht schwarzmarmoriert: nicht schwarzgleichfarbig, dann sind diese Gruppen vertreten durch 28 : 14 : 9 : 2 Individuen, während eine Spaltung nach 9 : 3 : 3 : 1 auf einem Total von 53 das Verhältnis 30 : 10 : 10 : 3 erwarten liess. Es scheint aber ziemlich aussichtslos hierauf jetzt schon weiter einzugehen, solange nicht mehrere derartige Spaltungen untersucht worden sind.

12a. Bastardierung Bruine × Witte.

Vier F_1-Pflanzen wurden durch künstliche Bastardierung erhalten: eine mit der weissamigen Rasse als Mutter (mir von Herrn Droogendijk überlassen), drei mit der gelbbraunen Rasse als Mutterpflanze. Dazu kamen noch vier als spontane Bastardierungen in der weissamigen Rasse aufgefundene F_1-Pflanzen, neben fünf als solche erkannten Hybriden aus einer Kultur der „Bruine". Diese, im ganzen also dreizehn, F_1-Pflanzen hatten nicht nur denselben Phaenotypus, sondern spalteten in ihren F_2-Generationen auch ganz in derselben Weise auf, sodass auch genotypische Identität der F_1-Individuen auf der Hand lag. Die Aufspaltung hatte das Auftreten von neun phaenotypischen Gruppen als Erfolg; die erste, I, mit demselben Äussern wie die F_1-Pflanzen hatten, schwarzmarmoriert auf gelbbraunem Grunde (Taf. II, Fig. 13); II hatte rotbraune Marmorierung auf gelbbraun, III graubraune Marmorierung auf grauweissem Grunde (Taf. II, Fig. 14), IV war gelbbraun-marmoriert auf hellgelbem Grunde (Fig. 15); parallel zu diesen waren die Gruppen V, VI, VII und VIII gleichfarbig schwarz (Fig. 16), bzw. rotbraun, graubraun (Fig. 17) und gelbbraun; schliesslich eine Gruppe (IX) ganz weiss mit ungefärbtem Nabelring.

Die Verteilung der Nachkommenschaften in diese neun Gruppen folgt aus unterstehender Tabelle: sofort fällt die gute Übereinstimmung mit der Theorie in die Augen bezüglich des Verhältnisses weiss: gefärbt: 87 weisse neben 279 gefärbten Individuen, während erwartet werden konnte 91 : 275. Sämtliche

weissen Eltern scheinen also einer aa-Konstitution ihre weisse Farbe zu verdanken; wie aber ihre übrigen genotypischen Anlagen sich verhalten, lässt sich nicht sofort sagen. Demnach hat es, falls die kleinen Zahlen eine Schlussfolgerung erlauben allen Anschein, als wären die weissen Eltern der Bastardierungen in ihrer ganzen genotypischen Konstitution identisch gewesen; die Spaltungen gingen immer nach demselben Schema vor sich:

Typus	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	Total
Künstl. Bast. aus Witte	7	1	1	3	5	2	4	2	6	31
983. Spont. „ „ „	9	2	—	1	3	—	2	3	5	25
984. „ „ „ „	19	5	—	—	7	2	3	—	15	51
985. „ „ „ „	10	—	4	5	8	1	6	2	8	44
986. „ „ „ „	7	4	—	2	3	1	5	4	12	38
1020. Künstl. Bast. aus Bruine	1	2	—	—	1	1	1	—	3	9
1024. „ „ „ „	1	1	—	—	—	—	1	—	1	4
1025. „ „ „ „	4	3	1	1	2	—	—	—	—	11
1029. Spont. „ „ „	23	4	4	3	19	9	7	11	30	110
1094. „ „ „ „	1	1	—	—	2	2	—	3	3	12
1097. „ „ „ „	4	1	—	1	1	—	3	—	2	12
1098. „ „ „ „	8	—	—	1	—	—	1	—	—	10
1102. „ „ „ „	3	—	—	—	4	—	—	—	2	9
	97	24	10	17	55	18	33	25	87	366
	148				131				87	366

Obschon die Zahlenverhältnisse nicht ganz gut zu den bis jetzt erörterten theoretischen Voraussetzungen Anklang haben, so kann doch wohl etwas aus diesen Spaltungen gefolgert werden. Mit Gewissheit kann festgestellt werden, dass die F_1-Pflanzen heterozygotisch gewesen sind in Beziehung zu den Faktoren A (Grundfaktor f. Pigment), D (Faktor für Farbe des Nabelrings), G (gelbbraune Samenschale), L (graubraune Samenschale) und Z (Schwarzfaktor). In wieweit hierzu nun noch der von Kooiman als Ursache der nicht-konstanten Marmorierung betrachtete Faktor B kommt, lässt sich nicht erweisen. Jedenfalls ist die Spaltung hier vollkommen in Übereinstimmung mit dem schon mehrfach beobachteten Verhältnis 6 : 6 : 4, u.zw. sind hier die Zahlen 148 Marmorierte: 131 Gleichfarbige: 87 Weisse (Erwartung auf 366 war $137^1/_4 : 137^1/_4 : 91^1/_2$). Nur die Abwesenheit von Gelbbraunen (sowohl marmoriert, wie gleichfarbig) in der doch ziemlich umfangreichen Familie 984 weist vielleicht darauf hin, dass diese F_1-Pflanze homozygotisch war im L-Faktor, also der Vater nicht eine gelbbraune, sondern eine

rotbraune (Rotjes)-Pflanze gewesen sein muss. Aus der Heterozygotie des A-Faktors folgt die Abspaltung der weissamigen a a-Pflanzen; der D-Faktor (welcher sich in den gefärbten mehrweniger deutlich merkbar macht) fehlt in diesen Weisssamigen ganz, weil doch niemals ein Individuum des obengenannten H-Typus beobachtet wurde. Daraus ist dann zu schliessen auf eine sehr starke Koppelung, welche die Faktoren A und D bindet; sämtliche a a-Pflanzen waren auch d d, sämtliche A-Pflanzen, insoweit die Beobachtung möglich war, enthielten ebenfalls D. Der Schluss zur Heterozygotie des G-Faktors konnte vielleicht etwas Befremdendes haben, weil die Hybride in der F_2-Generation nicht weiter abspaltet als zum gelbbraunen Typus; aus den vorhergehenden Bastardierungen war aber die genotypische Konstitution des graubraunen Typus (wie der Rotjesrasse) g g L L angenommen, und auf Grund des Auftretens solcher graubraunen F_2-Individuen soll doch wohl die Hybride in dem G-Faktor heterozygotisch gewesen sein.

Schon TSCHERMAK hat gefunden, dass die Spaltung innerhalb der Gruppe der Marmoriertsamigen anders verläuft, als unter den Gleichfarbigen. Auch in den obenstehenden Zahlen findet sich dieser Unterschied; ganz wie in TSCHERMAK's Versuchen, sind auch hier die Schwarz-gleichfarbigen relativ viel weniger, die Graubraun- und Gelbbraunen viel mehr vorhanden als die gleichen Farben unter den Marmorierten. Die weitere Ausarbeitung, für welche die F_2-Generation gar nicht genügt, soll aber einer späteren Mitteilung vorbehalten werden.

12b. Bastardierung Bruine × Witte?

Neben den im vorhergehenden Abschnitt erwähnten schwarzgelbbraun marmorierten F_1-Pflanzen, deren Nachkommenschaften sich in ähnlicher Weise spalteten, gab es auch eine F_1-Pflanze, als spontaner Bastard in einer Kultur von „Bruinen" gefunden, deren Samen phaenotypisch den vorigen gleich waren, deren Spaltung aber anders war, besonders mit Rücksicht auf die unerwartet kleine Zahl der weissen F_2-Individuen. Die Verteilung in dieselben phaenotypischen Gruppen als in den vorigen Bastardierungen, ergab folgendes:

Typus	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	Total
1023. spont. Bast. aus Bruine	11	4	—	—	8	2	7	5	3	40

Falls hier wirklich als Vaterpflanze eine weissamige funktio-

niert hat, dann ist wahrscheinlich diese weisse Pflanze doch ein A-Individuum gewesen, dem alle weiteren Farbenfaktoren gefehlt haben oder jedenfalls in kryptomerer Lage waren. Vielleicht mag hier die Hybridformel A A B b G g L l Z z gewesen sein, was aber näherer Bestätigung bedarf.

12c. Bastardierung Bruine × Witte.

Der schwarz-gelbbraune Phaenotypus ist nicht der einzige, welcher aus Bastardierung Bruine × Witte hervorgehen kann. Auch mehrere spontane Bastardierungen mit rotbraun-marmorierten Samen wurden angetroffen; ihre Spaltung war selbstverständlich weniger verwickelt als diejenige der schwarzmarmorierten; nur fünf phaenotypische Gruppen kamen dabei in Betracht: I. rotbraunmarmoriert, II. gelbbraunmarmoriert, III. rotbraungleichfarbig, IV. gelbbraungleichfarbig und V. weiss. In den F_2-Generationen und in einigen in ähnlicher Weise spaltenden und aus rotbraunmarmorierten F_2-Individuen gezüchteten F_3-Familien wurden folgende Frequenzen beobachtet:

Typus	I	II	III	IV	V	Total
1044. Spont. Bast. aus Bruine.....	8	2	11	4	7	32
1047. „ „ „ „	4	1	6	1	5	17
1048. F_3 nach spont. Bast. aus Bruine	20	7	19	6	19	71
1049. „ „ „ „ „ „	11	4	18	5	11	49
1050. „ „ „ „ „ „	18	7	14	4	12	55
	61	21	68	20	54	224

Andere aus rotbraunmarmorierten F_2-Pflanzen hergeleitete F_3-Familien spalteten in anderer Weise; auch diese seien hier tabellarisch zusammengenommen:

Typus	I	II	III	IV	V	Total	Vermutl. Genotypus der F_2-Pflanze
1045. F_3-Familie	6	—	9	—	5	20	A a B b G G L L
1046. „	11	—	14	—	—	25	A A B b G G L L
1053. „	15	3	17	7	—	42	A A B b G G L l
1054. „	12	5	16	3	—	36	A A B b G G L l
1057. „	18	—	21	—	12	51	A a B b G G L L

Sämtliche Zahlen weisen hin auf eine trihybride Natur der F_1-Pflanzen, deren Formel als A a B b G G L l geschrieben

werden darf; ihre Spaltungen ergeben dann fünf phaenotypische Gruppen I. A B b G L, II. A B b G l, III. A B B (oder b b) G L, IV. A B B (oder b b) G l und V. weisse a-Pflanzen. Die F_3-Familien 1048, 1049 und 1050 stammen dann von A a B b G G L l-Heterozygoten ab, die Familien 1045 und 1057 von A a B b G G L L-Individuen, 1046 von einer A A B b G G L L-Pflanze, während 1053 und 1054 ein A A B b G G L l-Individuum als F_2-Mutterpflanze hatten.

12d. Bastardierung Bruine × Witte.

Schliesslich wurde als dritter Phaenotypus einer Bruine-Witte-Bastardierung eine Pflanze angetroffen in einer Kultur von Bruine mit gelbbraunmarmorierten Samen, derselbe Phaenotypus als II unter den vorigen Spaltungsgruppen. Ganz sowie die F_2-Nachkommenschaft dieser Pflanze, spalteten auch die F_3-Nachkommenschaften der unter 12 c genannten gelbbraunmarmorierten F_2-Individuen nach 6 gelbbraunmarmoriert: 6 gelbbraungleichfarbig: 4 weiss. Denn die Spaltungszahlen waren in diesen Spaltungen 8 : 5 : 3, 12 : 14 : 9, 21 : 19 : 14, 9 : 11 : 5 und 26 : 22 : 17, also zusammen 76 : 73 : 48, mit einer Erwartung $73^7/_8 : 73^7/_8 : 49^1/_4$. Diese spontanen Bastarde wie auch diese F_2-Pflanzen hatten also A a B b G G als genotypische Formel und spalteten in 6 A B b G, 6 A B B (und b b) G, und 4 a-Pflanzen.

13. Bastardierung Citroen × Witte?

Zum Schluss sei noch eine in einer Citroen-Kultur gefundene spontane Hybride erwähnt, die in einigen Hinsichten mit der unter 12 b genannten verglichen werden darf. Nur fehlen hier die rotbraunen und gelbbraunen Gruppen, während demgegenüber der Bastard in F_2 weiter zersplittert. Die F_1-Generation hatte grauschwarz-marmorierte Samen auf grauweissem Grunde (Taf. I, Fig. 9) und spaltete in F_2 in acht phaenotypische Gruppen auf. I war dem F_1-Typus ähnlich, II grau-marmoriert auf weiss, III grauschwarz-gleichfarbig, IV grau-gleichfarbig, V H-Typus, VI Wagenaar-Typus, VII zitronenfarbig, und VIII weiss. Die F_2-Frequenz war folgende:

Typus	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	Total
1000. Spont. Bast. aus Citroen.....	10	4	5	2	5	1	1	1	29

Falls hier derselbe Schwarzfaktor Z vorliegt, wie in den vorher-

gehenden Bastardierungen, so scheint dieser Faktor sich nur dann als glänzend tiefschwarz zu äussern, wenn auch der Gelbbraunfaktor G da ist; fehlt dieser, so ist die schwarze Farbe nur eine grauschwarze. Zu weiteren Schlussfolgerungen gibt diese Spaltung noch keinen Anlass.

b. PHASEOLUS MULTIFLORUS.

Die Feuerbohne lässt sich in vielen Hinsichten weniger leicht genotypisch untersuchen als die Fisolenrassen; nicht nur erfordert eine jede Pflanze in Individualkulturen eine Stange und einen Quadratmeter Raum für sich, sondern auch die Fremdbefruchtung ist bei dieser Art unbedingt grösser als in der vorigen, weshalb die Isolation der Infloreszenzen eigentlich notwendige Forderung zur Erhaltung genauer Ergebnisse erscheinen dürfte. Diese Isolation ist aber sehr schwierig und hat mir bei allen Methoden nur sehr geringen Fruchtansatz gegeben. Die Erhaltung ganz zuversichtlicher Zahlenverhältnisse ist hier also viel weniger wahrscheinlich als in der vorigen Untersuchungsreihe.

Die Art ist nur wenig formenreich; die gewöhnlichste rotblühende Form hat schwarz-marmorierte Samenschale auf hellviolettem Grunde (Taf. III, Fig. 2); daneben gibt es rotblühende Formen mit dunkelrotvioletten Samen und schwarzer Marmorierung (Fig. 3), rotblühende Formen mit hellvioletten Samen und spärlichen schwarzen Flecken (Fig. 4), rotblühende mit reinschwarzen Samen (Fig. 5), rot-weiss-blühende (sog. Papillon)-Formen mit weissgelben Samen und brauner Marmorierung (Fig. 6), rot-weiss-blühende mit gelblich-weissen Samen und grauer Marmorierung (Fig. 7) und eine weissblühende Rasse mit reinweissen Samen (Fig. 1), welche letztere in den letzten Jahrzehnten als Gemüserasse in unserm Lande weite Verbreitung gefunden hat. Die rotblühenden und rot-weissblühenden Rassen baut man jetzt mehr als Zierpflanzen an.

Die weissamige Rasse wurde in den vier Versuchsjahren 1918—1921 immer in der Nähe der rotblühenden Pflanzen gebaut, gab aber bis jetzt niemals gefärbte Nachkommen; künstliche Bastardierungen gelangen mir nicht, obwohl sie in ziemlich umfangreicher Zahl hergestellt wurden.

Die rotblühende Rasse, als solche von einer Samenhandlung bezogen zeigte aber schon sofort eine gewisse Vielförmigkeit in der Samenzeichnung: schon im ersten Züchtungsjahr konnten die in Figuren 2, 3, 4 und 5 abgebildeten Samentypen ausgesucht werden. Später wurden dann die Typen 6 and 7 als solche

erkannt. Die Nachkommenschaften dieser Pflanzen zeigten sich zum Teil konstant, zum andern Teil gaben sie eine Vielförmigkeit, welche aus den verschiedenen Züchtungen wie folgt tabellarisch zusammengestellt werden kann:

Muttertypus:	Nachkommentypus.							
	1	2	3	4	5	6	7	Total
1. Weiss	42	—	—	—	—	—	—	42
„	20	—	—	—	—	—	—	20
„	31	—	—	—	—	—	—	31
2. Hellmarmoriert	—	27	—	—	—	7	—	34
„	2	12	—	—	11*	—	—	25
„	3	52	—	—	2*	—	—	57
„	—	73	4*	—	3*	—	—	80
„	—	56	1*	—	8*	—	—	65
„	10	45	7*	—	14*	—	—	76
„	8	59	—	—	9*	—	—	76
„	—	45	—	3*	—	—	—	48
3. Dunkelmarmoriert	—	9	21	—	—	—	—	30
„	—	16	59	—	3*	—	—	78
4. Fleckentypus	—	9	—	21	—	—	—	30
„	—	17	—	44	1*	—	—	62
5. Schwarz	—	7	—	—	23	—	—	30
„	—	9	—	—	31	—	—	40
„	—	18	—	—	60	—	—	78
„	4	14	—	—	47	—	—	65
„	17	15	—	—	43	—	—	75
6. Papillonzeichnung	—	6*	—	—	—	10	3	19

Diese Zahlenverhältnisse sind wohl nicht ganz beweisend, doch scheinen sie wohl daraufhin zu weisen, dass:

1. Weiss die rezessive Form ist, welcher ein Grundfaktor fehlt;
2. Hellmarmorierte Pflanzen weisse Nachkommen abspalten; die monohybride Natur dieser Spaltung geht aber aus den Zahlen nicht hervor (168 : 23);
3. Dunkelmarmoriert über hellmarmoriert dominiert; der Unterschied ist ein einfaktoriger (80 : 25);
4. Der Fleckentypus dominiert über die Marmorierung, was hervorgeht aus der Spaltung 63 Fleckentypus: 26 Hellmarmoriert;
5. Schwarz ist dominant über hellmarmorierte, sowie über weisse Samenschale; 204 schwarze: 63 hellmarmorierte; die

*) Vermutlich neue spontane Bastarde.

eine schwarz-hellmarmorierte-weisse Spaltung scheint nach 12 : 3 : 1, die andere aber nach 9 : 3 : 4 zu gehen, welcher Gegensatz bis jetzt nicht aufgehoben werden kann;

6. Die Papillonzeichnung ist zu der Hellmarmorierung rezessiv (27 : 7); nebenbei sei bemerkt, dass es eine absolute Koppelung gibt zwischen dieser Papillonzeichnung der Samenschale und der Zweifarbigkeit der Blüte (oder wenn man will, dass beide Merkmale die Äusserungen eines pleiotropen Faktors sind);
7. Die braune Papillonzeichnung dominiert wieder über die graue Papillon (Spaltung 10 : 3).

ZITIERTE LITERATUR.

Emerson R. A., 1902. Preliminary account of variation in bean hybrids (15th. Ann. Rept. Nebr. Agr. Expt. Stat. S. 30—43).

Emerson R. A., 1904. Heredity in bean hybrids (17th. Ann. Rept. Nebr. Agr. Expt. Stat. p. 33—68).

Emerson R. A., 1909*a*. Factors for mottling in beans (Ann. Rept. Am. Breeders Ass. V. p. 368—376).

Emerson R. A., 1909*b*. Inheritance of color in the seeds of the common bean (22 d. Ann. Rept. Nebr. Agr. Expt. Stat. p. 67—101).

Fruwirth C., 1919. Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung. Band III. Dritte Auflage (Berlin, P. Parey, 1919).

Harland C. S., 1919. Inheritance of certain characters in the cowpea, Vigna sinensis (Journ. Genetics. VIII. p. 101—132).

Kajanus B., 1914. Zur Genetik der Samen von Phaseolus vulgaris (Zschr. f. Pflanzenzüchtung. II. S. 377—388).

Kooiman H. N. 1920. Over de erfelijkheid van de kleur der zaadhuid van Phaseolus vulgaris (Diss. Univ. Utrecht. Bussum C. A. J. v. Dishoeck, 1920).

Lundberg J. F. och Aakerman A., 1917. Jakttagelser rörande frö-färgen hos avkommen av en spontan korsning mellan tvenne former av Phaseolus vulgaris (Sveriges Utsädesfören. Tidsskr. XXVII, p. 115—121).

Mann A., 1914. Coloration of the seed coat of cowpeas (Journ. agr. Research II. p. 33—56).

Mendel G. J., 1865. Versuche über Pflanzenhybriden (Verhandl. naturf. Ver. Brünn. IV. S. 3—47).

Reinke J., 1915. Eine bemerkenswerte Knospenvariation der Feuerbohne nebst allgemeinen Bemerkungen über Allogonie (Ber. Deutsch. Botan. Gesellsch. XXXIII S. 324—348).

Shaw J. K. and J. B. Norton, 1918. The inheritance of seed coat colours in garden beans (Mass. Agr. Expt. Stat. Bull 185, p. 59—104).

Shull G. H., 1907. Some latent characters in a white bean (Science 1907, p. 828—832).

Shull G. H., 1908. A new mendelian ratio and several types of latency (Amer. Natural. XLII, p. 433—451).

Sirks M. J., 1920. De analyse van een spontane boonenhybride (Genetica II, p. 97—114).

Spillman W. J., 1913. Colour correlations in cowpeas (Science XXXVIII, p. 302—304).

Tjebbes K. en H. N. Kooiman, 1919. Erfelijkheidsonderzoekingen bij boonen I en II (Genetica I, p. 323—346).

Tjebbes K. en H. N. Kooiman, 1921. Erfelijkheidsonderzoekingen bij boonen, IV. Over den strepingsfactor. Een geval van volkomen afstooting tusschen twee factoren. V. Analyse eener spontane kruising van de stokkievitsboon (Genetica III, p. 28—49).

Tracy W. W. Jr., 1907. American varieties of garden beans (U. S. Dept. Agr. Bur. Plantindustry. Bull. 109. 173 pp.).

Tschermak E., 1901. Weitere Beiträge zur Verschiedenwertigkeit der Merkmale bei Kreuzung von Erbsen und Bohnen (Zschr. f. d Landw. Versuchswesen Oesterr. IV. S. 641—735).

Tschermak E., 1902. Über die gesetzmässige Gestaltungsweise der Mischlinge (Zschr. f. d. landw. Versuchswesen Oesterr. V. Sep. 80 SS.).

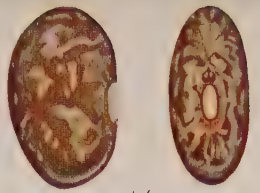
Tschermak E., 1904. Weitere Kreuzungsstudien an Erbsen, Levkojen und Bohnen (Zschr. f. d. landw. Versuchswesen Oesterr. VII. S. 533—638).

Tschermak E., 1912. Bastardierungsversuche an Erbsen, Levkojen und Bohnen (Zschr. ind. Abst. Vererb. Lehre VII, S. 81—234).

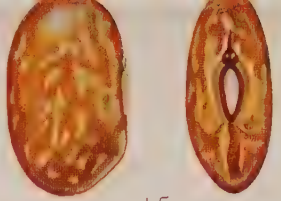
Tschermak E., 1919. Bastardierungsversuche mit der grünsamigen Chevrier-Bohne (Zschr. f. Pflanzenzüchtung VII. S. 57—61).

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
B. VAN TONGEREN. DEL.

13



14

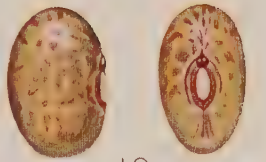


15

16

17

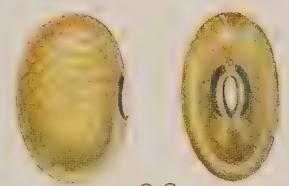
18



19

20

21



22

23

24

B. VAN ONGEREN DEL.

25

A.G. Zimmers. Del.

PRIJS f 2.50

MEDEDEELINGEN

VAN DE

LANDBOUWHOOGESCHOOL

EN VAN DE DAARAAN VERBONDEN INSTITUTEN

ONDER REDACTIE VAN DEN
SENAAT DEZER INRICHTING;
SECRETARIS DER REDACTIE:
PROF. DR. E. GILTAY

DEEL 23
VERHANDELING 1

ON THE CORRELATION BETWEEN THE FLUVIAL DEPOSITS OF THE LOWER-RHINE AND THE LOWER-MEUSE IN THE NETHERLANDS AND THE GLACIAL PHENOMENA IN THE ALPS AND SCANDINAVIA

BY

PROF. J. VAN BAREN

H. VEENMAN · WAGENINGEN · 1922

PRIJS f 1.00

MEDEDEELINGEN

VAN DE

LANDBOUWHOOGESCHOOL

EN VAN DE DAARAAN VERBONDEN INSTITUTEN

ONDER REDACTIE VAN DEN
SENAAT DEZER INRICHTING;
SECRETARIS DER REDACTIE:
PROF. DR. E. GILTAY

DEEL 23
VERHANDELING 2

LEGPERIODEN EN EIERPRODUCTIE BIJ EENIGE WILDE VOGELSOORTEN, VERGELEKEN MET DIE BIJ HOENDERRASSEN

DOOR

D. TOLLENAAR

WITH

A SUMMARY IN ENGLISH (LAYINGPERIODS AND EGGPRODUCTION OF SOME WILD BIRDS, AS COMPARED WITH THOSE OF DOMESTIC FOWL).

H. VEENMAN - WAGENINGEN - 1922

PRIJS f 0.20

MEDEDEELINGEN

VAN DE

LANDBOUWHOOGESCHOOL

EN VAN DE DAARAAN VERBONDEN INSTITUTEN

ONDER REDACTIE VAN DEN
SENAAT DEZER INRICHTING;
SECRETARIS DER REDACTIE:
PROF. DR. E. GILTAY

DEEL 23
VERHANDELING 8

IMP. BIOL.
10 APR 22
ENTO

HET BEREKENEN VAN DEN AANWAS BIJ GROVE DENNEN IN NEDERLAND

DOOR

DR. A. H. BERKHOUT

H. VEENMAN · WAGENINGEN · 1922

T.P.O.
IMP. BUR.
JUN. 1922

PRIJS f 0.90

MEDEDEELINGEN
VAN DE
LANDBOUWHOOGESCHOOL
EN VAN DE DAARAAN VERBONDEN INSTITUTEN

ONDER REDACTIE VAN DEN
SENAAT DEZER INRICHTING;
SECRETARIS DER REDACTIE:
PROF. DR. E. GILTAY

DEEL 23
VERHANDELING 4

DIE FARBENFAKTOREN DER SAMENSCHALE VON PHASEOLUS VULGARIS L. UND P. MULTIFLORUS WILLD.

VON

DR. M. J. SIRKS

H. VEENMAN · WAGENINGEN · 1922